

Ellenberger

Handbuch
der
vergl. mikroskopischen Anatomie
der Haustiere

Erster Band




HARVARDIANA
ACADEMIA IN NOV-ANG
ET
VE RI TAS
CHRISTO ECCLESIAE

Handbuch

der

vergleichenden mikroskopischen Anatomie
der Haustiere.

Bearbeitet von

Medizinalrat Prof. Dr. **H. Baum**, Dresden — Prof. **H. Böther**, Hannover — Hofrat Prof. Dr. **J. Csokor**, Wien — Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **W. Ellenberger**, Dresden — Prof. Dr. **G. Günther**, Wien — Dr. **G. Illing**, Dresden — Prof. Dr. **M. Lungwitz**, Dresden — Prof. Dr. **P. Martin**, Gießen — Prosektor Dr. **E. Moser**, München — Dr. **M. Pflücke**, Dresden — Prof. Dr. **Th. O. Rubeli**, Bern — Prof. Dr. **R. Schmaltz**, Berlin — Prof. Dr. **A. Stoß**, München — Prof. Dr. **M. Sußdorf**, Stuttgart — Dozent Dr. **K. v. Tellyesniczky**, Budapest — Prof. **J. Tereg**, Hannover — Prof. Dr. **O. Zietzschmann**, Zürich.

Herausgegeben von

Prof. Dr. med. u. phil. **W. Ellenberger.**

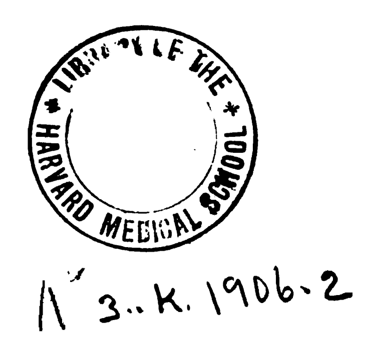


Erster Band.

Mit 437 Textabbildungen.

BERLIN.
VERLAGSBUCHHANDLUNG PAUL PAREY.
Verlag für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen.
SW., Hedemannstrasse 10.

1906.



Vorwort.

Das im Jahre 1887 von mir in Gemeinschaft mit einer Anzahl histologischer Forscher herausgegebene Werk über die „Histologie der Haussäugetiere“, welches das erste Werk seiner Art war, ist seit mehreren Jahren vergriffen. Als mir die Verlagsbuchhandlung seinerzeit hiervon Mitteilung machte, trat die Frage an mich heran, ob es empfehlenswerter sei, an Stelle dieses Sammelwerkes ein nur von mir und höchstens einem Mitarbeiter bearbeitetes Lehrbuch treten zu lassen oder die Schaffung eines neuen Sammelwerkes anzustreben. Nach reiflicher Überlegung habe ich mich zu letzterem entschlossen, weil der von mir in Gemeinschaft mit dem Herrn Kollegen Günther herausgegebene „Grundrifs der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere“ beim Studium der Veterinärhistologie den Bedürfnissen meistens genügen dürfte. Sollte dies in Zukunft nicht der Fall sein, so kann der Grundrifs bei Bearbeitung einer neuen Auflage leicht erweitert werden. In dieser Richtung sehe ich den Wünschen der Herren Kollegen entgegen. Wenn wir früher als Notbehelf den Studenten ein Lehrbuch der Histologie des Menschen in die Hand geben mufsten, weil ein Werk über die Histologie der Haustiere fehlte, so hat die Erfahrung gelehrt, dafs dies sehr unzweckmäfsig war, und dafs damit den Bedürfnissen der Studierenden der Tierheilkunde darum nicht genügt wurde, weil in den fraglichen Werken die Besonderheiten des histologischen Baues der Organe der Haustiere mit Recht nicht geschildert werden. Für die Studierenden der Veterinärmedizin ist aber gerade die genaue Kenntnis dieser Besonderheiten von ganz hervorragender Wichtigkeit und durchaus notwendig. Ohne diese Kenntnis kann z. B. eine Beurteilung pathologischer Veränderungen der tierischen Organe oder eine wissenschaftliche Fleischbeschau nicht stattfinden.

Behufs Schaffung eines neuen histologischen Sammelwerkes habe ich mich mit einer gröfseren Anzahl von Gelehrten in Verbindung gesetzt, die auf dem Gebiete der Veterinärhistologie forscherisch tätig gewesen sind. Ich hatte das Glück, bei der Mehrzahl der Herren Kollegen das

bereitwilligste Entgegenkommen zu finden, so dafs ich nach kurzer Zeit die Schaffung des Werkes als gesichert betrachten konnte. Der Zeitpunkt des Erscheinens mufste relativ weit hinausgeschoben werden, denn, obgleich fast alle Mitarbeiter auf den von ihnen zur Bearbeitung übernommenen Gebieten schon forscherisch tätig gewesen waren, mufsten sie doch neue, zeitraubende Untersuchungen anstellen, weil unser Werk eine Sammlung von Originalabhandlungen sein soll, die sich, abgesehen von wenigen Ausnahmen, wesentlich auf die Ergebnisse eigener Forschungen der Bearbeiter bezw. solcher ihrer Schüler stützen. Nur die Lehre von den Geweben und der Zelle konnten kompilatorisch behandelt werden, weil die verschiedenen Haustierarten in dieser Hinsicht besondere und unterscheidende Eigentümlichkeiten nicht zeigen. Hingegen liegen der Schilderung des Baues der Organe, wie bereits erwähnt, im wesentlichen die Ergebnisse spezieller und eigener Forschung zugrunde. Dafs in allen Kapiteln auch die Forschungen anderer Autoren voll berücksichtigt worden sind, bedarf kaum der Erwähnung. Das neue Werk wird den Lesern zeigen, dafs wir sehr grofse Fortschritte in der Erkenntnis des Baues der Haustierorgane seit dem Erscheinen unseres früheren Werkes gemacht haben, und dafs letzteres ungemein anregend auf die veterinärhistologische Forschung eingewirkt hat, eine Tatsache, die den Bearbeitern des früheren Werkes zu grofser Genugtuung gereichen kann.

Als ein Mangel des früheren, nunmehr als veraltet zu bezeichnenden Werkes ist das Fehlen von Literaturangaben in ihm bezeichnet worden. Unser neues Werk enthält deshalb genaue Literaturverzeichnisse, die die gesamte neuere histologische und besonders die veterinärhistologische Literatur voll berücksichtigen. Unser Werk wird es deshalb jedermann leicht ermöglichen, sich über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis von dem Bau der Organe der Haustiere eingehend zu unterrichten. Es ist das einzige Werk der medizinischen und tierärztlichen Literatur, in dem dies zurzeit möglich ist. Wenn sich die Schilderungen in unserem Werke auch im wesentlichen auf die Organe der Haussäugetiere beziehen, so ist doch auch der Bau der Organe des Menschen berücksichtigt und vergleichend besprochen worden. Auch die Histologie der Vögel ist nicht vernachlässigt worden. Je nach der Gröfse der Abweichungen des Baues der Organe der Vögel von dem der Säugetiere und je nach ihrer Wichtigkeit, haben die einzelnen Autoren dieser Seite ihrer Schilderung einen gröfseren oder kleineren Raum zugewiesen.

Während der Drucklegung des Werkes hat sich herausgestellt, dafs sich im Interesse der Handlichkeit des Buches eine Ausgabe in zwei Bänden empfiehlt.

Indem wir den ersten Band der Öffentlichkeit übergeben und einer wohlwollenden sachlichen Beurteilung seines Inhaltes entgegensehen,

sei bemerkt, dafs der zweite Band voraussichtlich zu Beginn des nächsten Jahres erscheinen wird. Er wird die Schilderung des Baues der Atmungsorgane (von Sufsdorf), des Zirkulationsapparates (von Baum), der Harnorgane (von Tereg), der Geschlechtsorgane (von Schmaltz), des zentralen Nervensystems (von Böther), der Verdauungsorgane (vom Herausgeber), der Zähne (von Illing) und eine orientierende, je nach Bedarf, auch etwaige Lücken der Zellen- und Gewebelehre ausfüllende Einleitung (vom Herausgeber) enthalten. Aufserdem wird ihm ein ausführliches Sachregister und ein Druckfehlerverzeichnis beigegeben werden.

Über die Art der Reproduktion der Originalabbildungen, über die Kennzeichnung der aus anderen Werken entlehnten Figuren, über den Umfang der einzelnen Kapitel und andere Punkte werde ich mich nach Vollendung des Werkes in der Vorrede auszusprechen haben. Vorläufig mag nur erwähnt sein, dafs die Verlagsbuchhandlung allen unseren Wünschen in der bereitwilligsten Weise und in so zuvorkommender liberaler Art entgegengekommen ist, dafs wir ihr hierfür zum gröfsten Danke verpflichtet sind.

Dresden, im Mai 1906. **W. Ellenberger.**

Inhalt.

I.

Die Bewegungsorgane, mit Einschlufs der Grundsubstanzgewebe und des Muskelgewebes*).

Von

M. Lungwitz,

Professor in Dresden.

Die Organe des Knochen- und Muskelsystems nennt man, weil sie die Bewegungen des Organismus vermitteln, Bewegungsorgane.

Es gehören hierher die Knochen, Knorpel und Gelenkbänder, ferner die Muskeln, Sehnen, Sehnenscheiden, Schleimbeutel, Aponeurosen und Fascien.

Am Aufbau dieser Organe beteiligen sich sowohl Zellengewebe (Gewebe, welche hauptsächlich aus Zellen bestehen), als auch Grundsubstanzgewebe (Gewebe mit viel Interzellularsubstanz). Abgesehen von der Muskulatur sind alle hier in Betracht kommenden Gewebe Grundsubstanzgewebe, und zwar hauptsächlich solche mit fester Zwischenzellsubstanz, wenn man davon absieht, die in den Gelenkhöhlen und Schleimscheiden enthaltene Synovia als ein Gewebe mit flüssiger Interzellularsubstanz anzusehen.

Da die Hauptmasse der Bewegungsorgane sich aus Geweben mit fester Grundsubstanz zusammensetzt, so sollen die Grundsubstanzgewebe an dieser Stelle ihrer histologischen Einrichtung nach mit besprochen werden. Im Kapitel: Die Muskeln mögen des Zusammenhanges wegen neben dem Gewebe der quergestreiften Muskulatur auch das glatte und das Herzmuskelgewebe Berücksichtigung finden.

---

*) Die Abbildungen dieses Kapitels sind z. T. dem Handbuche der vergleichenden Histologie und Physiologie der Haustiere von Ellenberger und dem Grundrifs der vergleichenden Histologie von Ellenberger und Günther entnommen, zum gröfsten Teile sind sie neu angefertigt worden.

Die den einzelnen Abschnitten angefügten Literaturangaben sind chronologisch geordnet.

Die Bearbeitung des Kapitels wurde im Mai 1905 abgeschlossen.

A. Die Grundsubstanzgewebe.

Zu den **Grundsubstanzgeweben** gehören alle Gewebsarten, bei denen an Menge die Interzellularsubstanz (Grundsubstanz) gegenüber den Zellen vorherrscht.

Die Beschaffenheit und Menge der Grundsubstanz, sowie die Verschiedenheit und Anordnung der einen Teil derselben bildenden geformten Elemente sind den physiologischen Anforderungen der betr. Organe angepafst und machen es erklärlich, dafs diese Gewebe untereinander im ausgebildeten Zustande, besonders nach Konsistenz und Form, sehr verschieden sind. Von der Zwischenzellsubstanz hängt daher auch wesentlich das physikalische und funktionelle Verhalten der Gewebe ab.

Die Grundsubstanz ist schleimig-weich beim Gallertgewebe, etwas fest beim gewöhnlichen fibrillären Bindegewebe, schneidbar fest beim Knorpelgewebe und hart beim Knochen- und Dentingewebe.

Die Grundsubstanzgewebe bilden den allgemeinen Gerüst- und Stützapparat des Körpers. Sie werden daher auch als Stützgewebe bezeichnet. Sie liefern ferner die Bindemittel für die einzelnen Organe, für Organgruppen und Organteile und werden rücksichtlich dieses Verhaltens auch Bindesubstanzgewebe genannt.

Alle diese Gewebe entwickeln sich aus der gleichen embryonalen Zellanlage, dem Mesoderm oder mittleren Keimblatte, speziell aber aus dem Mesenchym. Sie haben die Fähigkeit, kontinuierlich ineinander überzugehen und sich ineinander umzubilden (Bindegewebe und Knorpelgewebe wandeln sich z. B. in Knochengewebe um); sie substituieren sich oft gegenseitig in den Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Teile, welche bei der einen Klasse aus Bindegewebe bestehen, werden bei einer anderen Klasse aus Knorpel und bei einer dritten aus Knochengewebe aufgebaut, wie z. B. das Skelett).

Die Grundsubstanz wandelt sich beim Kochen in Leim oder verwandte Substanzen um und enthält im jugendlichen Zustande viel Mucin.

An jedem Grundsubstanzgewebe lassen sich drei Hauptbestandteile unterscheiden: die homogene Grundsubstanz, die faserige Grundsubstanz und die Zellen. Oder man unterscheidet die Grundsubstanz von den Zellen und zergliedert die erstere wieder in die homogene (ungeformte) und faserige (geformte) Grundsubstanz. Die Grundsubstanz trennt die Zellen voneinander.

Verschiedene Forscher (Hansen, Tillmanns, v. Ebner, Schaffer u. a.) lassen die Grundsubstanz aus einer amorphen Zwischensubstanz und eingelagerten, durch die Zwischensubstanz unsichtbar gemachten Fibrillen von besonderer Feinheit bestehen, welche keine Bündel bilden. Die Zwischensubstanz wird dann auch Kittsubstanz genannt.

Waldeyer, welcher unter Grundsubstanz nur die homogene, strukturlose Zwischensubstanz, das formlose Bindemittel der geformten Bestandteile verstanden wissen will, welches Bindemittel er den Zellengeweben abspricht, nennt jene feinen maskierten Fasern „Grundfibrillen“ zum Unterschiede von den sichtbaren Fasern, die er als die eigentlichen „Interzellularfasern“ bezeichnet. Zu den letzteren zählen die kollagenen (Bindegewebs-)Fasern, die elastischen Fasern u. a.

Die „Grundsubstanzzellen“ lassen sich in die fixen (Bindegewebszellen, Knorpelzellen, Knochenzellen u. a.) und in die beweglichen Zellen (Lymphocyten) unterscheiden.

Zu den festen Grundsubstanzgeweben gehören: das Bindegewebe, das elastische Gewebe, das Knorpelgewebe, das Knochengewebe und das Dentingewebe. Von diesen tritt das Bindegewebe infolge seiner vielseitigen Funktion in den verschiedensten Modifikationen im Tierkörper auf. Das Knochengewebe dahingegen als die differenzierteste Bindesubstanz zeigt in seinen verschiedenen Formen die gröſste Ausgeglichenheit.

I. Das Bindegewebe.

Das Bindegewebe tritt zu den verschiedensten Organen des Körpers, ganz besonders auch zu den Bewegungsorganen in enge Beziehung.

Der ganze Körper unserer Haussäugetiere kann angesehen werden als ein aus Bindegewebe bestehendes Gerüst mit eingelagerten und daran aufgehangenen Organen. Das Bindegewebe verbindet und scheidet die Organe und Gewebe; es dient als Füllmasse für die zwischen denselben gelegenen Räume und als Stützmasse für gewisse Teile des Körpers. In seinen Gewebslücken befindet sich Lymphe, welche durch die Saftströmung fortwährend gewechselt wird. Es bildet mithin die Bindesubstanz das die Ernährung aller Organe und Organteile vermittelnde Gewebe. Wie alle Grundsubstanzgewebe besteht es zum geringeren Teile aus Zellen, zum gröſseren Teile aus Zwischenzellsubstanz.

Die Interzellularsubstanz, welche als eine sekundäre Bildung, als das Produkt der Zellen aufzufassen ist, setzt sich zusammen aus der homogenen und faserigen Grundsubstanz.

Die **homogene Grundsubstanz** ist das formlose Bindemittel der geformten Gewebsbestandteile und chemisch mit dem Mucin übereinstimmend. Ihre Menge ist bei den verschiedenen Bindegewebsarten nicht gleich. Das weiche Gallertgewebe z. B. ist reich, das retikuläre Bindegewebe sehr arm an homogener Grundsubstanz. Renaut beschreibt die letztere als eine flüssige, dehnbare, zusammenhängende Masse von schwachkörnigem Aussehen.

Die **Bindegewebsfasern** bilden die faserige Grundsubstanz. Es lassen sich unterscheiden kollagene und elastische Fasern. Beide Arten sind ohne weiteres mikroskopisch sichtbar.

Die kollagenen Bindegewebsfasern geben beim Kochen Leim. Sie sind sehr dünn (bis 0,002 mm), rund, erscheinen einfach konturiert und haben die Neigung, sich zu weichen, wenig dehnbaren Bündeln von gestrecktem, gebogenem oder welligem Verlaufe aneinanderzulegen.

Diese Bündel werden durch Pikrinsäure und andere Chemikalien in die Fibrillen zerlegt und quellen in Alkalien und verdünnten Säuren auf, werden durchscheinend und sind dann weniger sichtbar. Die unregelmäſsige Quellung erzeugt an ihnen ringförmige Einschnürungen (Quellungs-

reifen), bewirkt durch gesprengte, die Bündel umgebende Zellreste (Fig. 1a). Sie unterscheiden sich dadurch von den elastischen Fasern, welche sich den genannten Chemikalien gegenüber sehr widerstandsfähig erweisen (Fig. 1 b). Ausgestattet mit grofser Elastizität können sich diese ebenfalls runden, verschieden dicken, stark lichtbrechenden Fasern teilen und untereinander verbinden. Ihre Elastizität bedingt es, dafs sie sich beim Zerreifsen mit Vorliebe am Ende umbiegen, oft auch spiralig einrollen. Sie begleiten die kollagenen Fibrillen und kommen in allen Bindegewebsarten vor. Ihre Menge ist in denselben eine verschiedene.

Die **Bindegewebszellen** liegen in den Lücken der Interzellularsubstanz; sie sind bald in gröfserer, bald in geringerer Anzahl vorhanden und in der Form und Protoplasmastruktur sehr mannigfaltig. Man unterscheidet daher verschiedene Arten, die sogenannten fixen (echten) Bindegewebszellen, die gekörnten Zellen, die Fettzellen, die pigmentierten Zellen und die Wanderzellen.

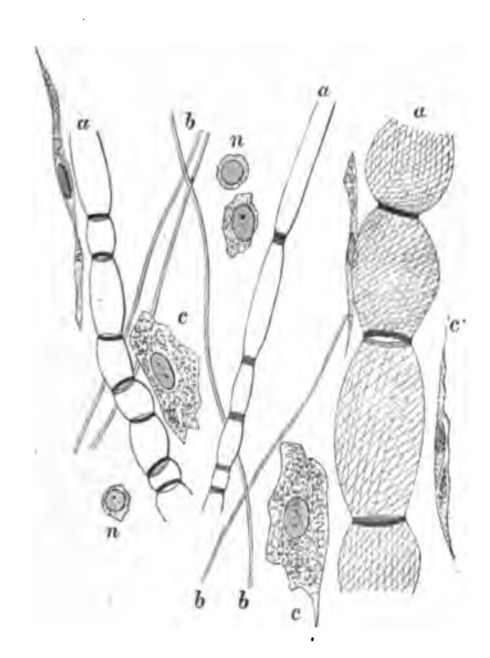


Fig. 1. Subkutanes Bindegewebe vom Hund (interstitielle Injektion mit 1/10 % Silbernitrat und Behandlung mit Säure). *a*) Bindegewebsbündel mit ringförmigen Einschnürungen, *b*) elastische Fasern, *c*) platte Bindegewebszellen von der Fläche gesehen, *c'*) ebensolche von der Seite gesehen, *n*) Lymphocyten. Vergr. 400. (Ranvier.)

Die fixen oder eigentlichen Bindegewebszellen sind im jugendlichen Bindegewebe unregelmäfsig geformt, vieleckig bis sternförmig und sehr saftreich; mit der Zunahme der faserigen Elemente und der Bildung der Fibrillenbündel werden sie flacher, langgestreckt und schliefslich ganz platt, daher auch platte Bindegewebszellen genannt. Auch der meist ellipsoide Zellkern wird platt gedrückt. Von der Seite gesehen erscheinen sie spindelförmig. Bald sind die Zellen zu Reihen, z. B. in der Sehne, oder zu Gruppen aneinandergelagert, bald sitzen sie vereinzelt im Bindegewebe. Durch Druck der Bindegewebsbündel kann das Protoplasma der Zellen verschoben werden, so dafs leistenartige Verdickungen der letzteren, Rippen, zustande kommen. Diese laufen entweder, wie in der Sehne, parallel untereinander, oder sie kreuzen sich bei unregelmäfsigem Verlauf der drückenden Bindegewebsbündel. Auf dieselbe Weise können auch Knickungen der Zellen erzeugt werden.

Die pigmentierten Bindegewebszellen sind Zellen von unregelmäfsiger Gestalt, ohne Fortsätze und mit solchen versehen, von Spindelform und Sternform usw., welche braune, schwarze Pigmentkörnchen (Melanin) in grofser Menge enthalten. Diese Körnchen sind in Wasser, Äther, Alkohol und Säuren unlöslich, löslich aber in alkalischen Flüssigkeiten. Die Pigmentzellen besitzen die Fähigkeit der amöboiden

Bewegung. Der Zelleib wird dadurch dunkel; in ihm erscheint der Kern in der Regel als heller Fleck (Fig. 3).

Zellen leukocytärer Natur, welche im Bindegewebe vorkommen, sind die Plasmazellen, die Mastzellen, die Körnerzellen und die Klasmatocyten, welche sämtlich ein grobgranuliertes Protoplasma besitzen.

Die Plasmazellen (Waldeyer) sind meist rundlich in der Form, können aber auch Fortsätze besitzen (Fig. 4). Ihre Granula sind grofs. Basische Anilinfarben werden vom Zellkern gut aufgenommen, während die Körner hell, blafs bleiben.



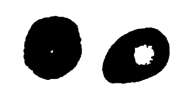
Fig. 2. Bindegewebszellen.
a) spindelförmige, *b*) sternförmige, *c*) platte, davon einige geknickt, *d*) Sehnenzellen in der Reihe.

Die Mastzellen (Ehrlich) besitzen verschiedene Gestalt (platt, vieleckig, sternförmig) und führen im Protoplasma kugelige Körner, welche sich mit basischen Anilinfarben stark färben (basophile Leukocyten). Sie finden sich besonders in der Darmwand.

Die Körnerzellen (Ellenberger) sind verschieden gestaltete, der Kugelform sich nähernde Zellen mit einem oder mehreren meist exzentrisch gelegenen Kernen und einer gröfseren oder geringeren Anzahl rundlicher bis stäbchenförmiger Granula im Zelleibe, welche sich mit sauren Anilinfarben gut färben (acidophile Leukocyten) und in ihrer Gröfse und Lagerung Unterschiede bei den einzelnen Haussäugetieren erkennen lassen (Fig. 6).


Fig. 3. Sternförmige Pigmentzellen.


Fig. 4. Interstitielle Plasmazellen aus dem Hoden der Katze. Vergr. Zeifs. 1/12 Oc. 4.


Fig. 5. Mastzellen. Vergr. Zeifs. 1/12 Oc. 4.

Die Klasmatocyten (Ranvier) sind grofse sternförmige oder spindelförmige Zellen, von denen sich Zellstückchen abtrennen können, die dann als Körnchenhaufen neben der Zelle liegen.

Während man früher mehr geneigt war, diese grobgranulierten Zellen als Varietäten der Bindegewebszellen aufzufassen, hält man sie gegenwärtig für modifizierte Leukocyten.

Kugelige, eiförmige Zellen mit einem grofsen Fettropfen innerhalb des an Menge zurücktretenden Protoplasmas heifsen Fettzellen. (S. Fettgewebe S. 9.)

Die Wanderzellen kommen in bedeutend geringerer Menge vor als die fixen Bindegewebszellen. Es sind keine eigentlichen Bindegewebszellen, sondern Leukocyten mit amöboider Bewegung. Infolgedessen vermögen sie durch die feinsten Gewebsspalten hindurchzutreten und auf

ihrer Wanderung gewisse Stoffe aufzunehmen und abzugeben. (Phagocyten Metschnikoff.) Die Fortsätze werden den Zellen auch für die Ernährung wichtig.

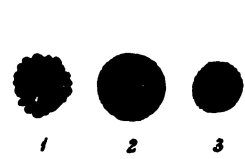


Fig. 6. Acidophile Körnerzellen (nach Zietzschmann).
1. vom Pferd, 2. vom Rind, 3. vom Schwein.

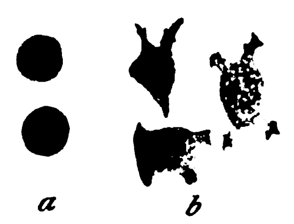


Fig. 7. Wanderzellen.
a) ruhende, *b*) solche mit amöboider Bewegung.

Das Verhältnis der verschiedenen Bestandteile des Bindegewebes nach Anordnung und Menge, welches an den verschiedenen Stellen des Körpers den besonderen Leistungen der Organe angepafst ist, erlaubt die nachfolgenden Formationen des Bindegewebes zu unterscheiden.

1. Das fibrilläre (faserige) Bindegewebe.

Es überwiegen an Menge die feinen kollagenen, zu Bündeln vereinigten Fasern (faserige Grundsubstanz). Zwischen den gröberen Bindegewebsbündeln befinden sich feine Fibrillen von unregelmäfsigem Verlaufe, welche sich zu kleineren Bündeln vereinigen und zu den gröfseren übertreten. Die Faserbündel weisen verschiedene Anordnungsverhältnisse auf. Danach lassen sich verschiedene Arten des fibrillären Bindegewebes unterscheiden.

a) Das formlose Bindegewebe (lockeres, areoläres Bindegewebe, Interstitialgewebe).

Die Faserbündel sind sehr unregelmäfsig zueinander gelagert, durchkreuzen sich und zeigen lockeren Zusammenschlufs. Diese Gewebsart kommt aufserordentlich verbreitet im Tierkörper vor. Sie durchzieht als maschiges Balken- oder Gerüstwerk — Interstitialgewebe — die verschiedensten Körperteile, dient den Blutgefäfsen, Lymphgefäfsen und Nerven als Aufhängeapparat, umhüllt die Organe und dringt, elastische Fasern mit sich führend, in sie selbst ein. So werden z. B. die Muskeln durch dieses interparenchymatöse Bindegewebe in Bündel und Bündelchen, die Drüsen in Lappen und Läppchen geschieden. Das feine Gerüstwerk von Fibrillenbündeln, welches die Gewebselemente der betr. Organe selbst umschliefst, nennt man intraparenchymatöses Bindegewebe. In diesem formlosen Bindegewebe, welches scheinbar eigene Blutgefäfse mit Ausnahme der Fettablagerungsstätten nicht besitzt, sondern durch die das Gewebe durchtränkende Lymphe ernährt wird, finden sich alle obengenannten zelligen Elemente, besonders die echten Bindegewebs-, Fett- und Wanderzellen.

Nach Poljakoff besitzen die Zellen des lockeren Bindegewebes keine beständige, charakteristische Gestalt, vielmehr verändert sich bei ihnen die Form ununterbrochen unter dem Einflufs der verschiedensten Bedingungen (Ernährung, Tätigkeit, Alter). Als typisch für das Gewebe hält er bewegliche kugelige Zellen. Aus der Kugelform gehen sie alle hervor, und zu ihr kehren sie oft wieder zurück. Waldeyers Plasmazellen sind nach ihm inaktive kugelige, bewegliche Bindegewebszellen, welche unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen stehen und sich daher leicht zu Fettzellen umwandeln. Ehrlichs Mastzellen sind protoplasmareiche Bindegewebszellen, welche

wegen schlechter Ernährungsverhältnisse im Absterben begriffen sind. Werden die Bindegewebszellen unbeweglich (z. B. wenn sie Fett produzieren), so bekommen sie Protoplasmafortsätze, mit denen sie sich an die Faserbündel anhängen.

Er hält daher die Einteilung der Bindegewebszellen nach ihrer Lebenstätigkeit für richtiger als nach der Form und unterscheidet

a) spezielle bewegliche Zellen, welche sich zu Lymphzellen, zu weifsen Blutkörperchen, zu Plasmazellen, Mastzellen und Ranviers plattenförmigen Zellen umbilden,
b) fettbildende Zellen, die sich zu Fettzellen umwandeln,
c) gewebsbildende (Weber-)Zellen, welche die faserigen Elemente des Bindegewebes bilden,
d) rudimentäre Zellen (schlummernde Zellen, welche, sobald das Gewebe gereizt wird, zu wirklichen Zellen werden),
e) gefäfsbildende Zellen (Ranviers vasoformative Zellen),
f) fettübertragende Zellen (adiphore Zellen), welche unbeweglich sind, mit ihren langen Fortsätzen die Fettzellen umfassen, mit den Blutkapillaren in Verbindung stehen und das Fett aus den Fettzellen in das Blut übertragen.

b) Das geformte (straffe) Bindegewebe.

Dasselbe bildet infolge festeren Zusammenschlusses und gröfserer Regelmäfsigkeit in der Anordnung seiner Faserbündel ganze Organe, wie die Sehnen, Bänder, Fascien und Aponeurosen, wo die Faserbündel dicht und parallel nebeneinander liegen, das Periost, das Perichondrium, die Adventitia der Blutgefäfse, die Nervenscheiden, die Bindegewebskapseln vieler Drüsen, die Lederhaut, die Schleimhäute (Stratum proprium), die serösen und synovialen Häute, die Hirnhäute, die Sklera und Periorbita, sowie das Balkenwerk der kavernösen Körper, wo überall die Bindegewebsbündel einander in verschiedenen Richtungen kreuzen und mehr oder weniger sich verflechten. Zuweilen kommt es dabei, wie in der Lederhaut, zu einer dichten Verfilzung der Fibrillenbündel. Die Bindegewebszellen liegen zwischen den letzteren vereinzelt oder in Reihen und umgeben sie selbst in Form von Scheiden bezw. Schläuchen.



Fig. 8. Sehnengewebe. Links Zellen in faseriger Grundsubstanz, rechts elastische Fasern.

c) Das netzförmige Bindegewebe.

Es ist fibrilläres Bindegewebe, welches flächenartig ausgebreitete Netze bildet, wie im Mesenterium und Omentum, deren Maschen verschieden grofs sind. Fibrillenbündel setzen sich zu Balken zusammen, welche Zweige abgeben, die sich mit anderen vereinigen. Immer finden sich in diesen neben den Bindegewebsfasern elastische Fasern in geringer Menge. Die Bindegewebszellen liegen in der Regel vereinzelt den Gewebsbalken an (Fig. 9).

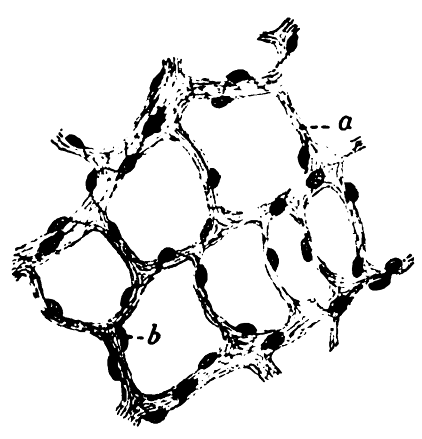


Fig. 9. Netzförmiges Bindegewebe aus dem Omentum des Hundes. *a*) Bindegewebsbalken, *b*) Zellen. Vergr. Zeifs. D. Oc. 2.

Nach Grönrofs kommen im Netze erwachsener Katzen in gefäfslosen Bezirken Bindegewebsbündel vor, welche auf gröfseren Strecken zellenlos sind.

Grofser Gehalt an Pigmentzellen macht das fibrilläre Bindegewebe zu **pigmentiertem Bindegewebe.**

Zahlreiche Blutgefäfse machen die Bindegewebshäute zu Gefäfshäuten (mittlere Augenhaut).

Die **Struktur** des fibrillären Bindegewebes ist abhängig von der funktionellen Beanspruchung desselben, also von mechanischen Momenten. Da, wo das Gewebe einer sich oft wiederholenden oder beständigen Zugwirkung ausgesetzt ist, ordnen sich die Gewebsteile zu einer Sehne oder einem fibrösen Bande an. Anhaltender Druck erzeugt eine fibröse Platte. Mäfsiger Zug in verschiedenen Richtungen ist die gewebsordnende Kraft beim lockeren Bindegewebe.

2. Das retikuläre Bindegewebe.

Dasselbe ist lockeres, maschiges Bindegewebe, bei welchem die zarten Fibrillenbündel ein nach allen Richtungen sich erstreckendes zartes Netzwerk mit verschieden grofsen Maschen bilden. Es stellt gleichsam den Übergang von dem oben geschilderten formlosen zu dem geformten Bindegewebe dar und könnte somit neben diesem als eine weitere Unterabteilung des fibrillären Bindegewebes betrachtet werden.

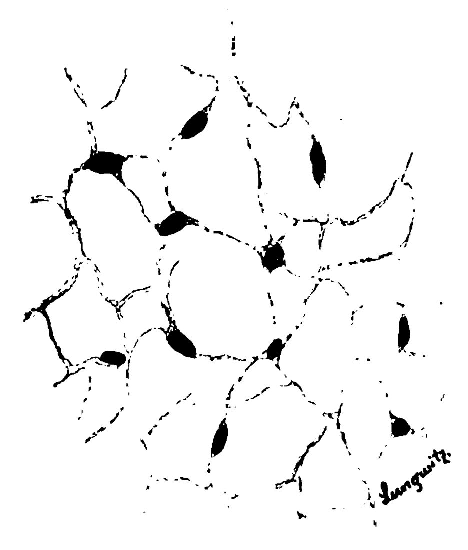


Fig. 10. Bindegewebe aus einem Duodenal-Lymphknoten des Pferdes. Vergr. Zeifs. $^{1}/_{12}$ Oc. 4.

Auch hier liegen den äufserst feinen, die Bälkchen des Retikulums bildenden Faserbündeln platte Bindegewebszellen an. Man bemerkt sie meist an den Kreuzungspunkten der Bündel und gewinnt beim ersten Anblick den Eindruck, als sende das Zellprotoplasma, in dessen Mitte der Kern liegt, feine Fortsätze aus, welche mit denjenigen anderer Zellen anastomosieren. Das Retikulum würde hiernach aus sternförmigen, anastomosierenden Fortsatzzellen bestehen, also ein reines Zellengewebe darstellen, wie dies bei den Embryonen und den niederen Tieren der Fall ist. Ein derartiges zelliges Retikulum wird von manchen Forschern auch heute noch für das retikuläre Bindegewebe der Säugetiere aufrechterhalten, und die Möglichkeit, dafs an manchen Stellen innerhalb der Lymphknoten in dem genannten Bindegewebe anastomosierende Zellen das Bälkchengerüst bilden, möchte ich nach meinen Untersuchungen nicht von der Hand weisen. Für die höheren Tiere genügt aber ein derartiges zartes Gerüst mechanisch nicht. Zum gröfsten Teile bestehen daher, wie oben angegeben, die zarten Bälkchen aus kollagenen Fibrillen, bezw. es sind die Zellfortsätze durch Bindegewebsfasern verstärkt.

Das retikuläre Bindegewebe kommt als intraparenchymatöses Gewebe in den drüsigen Organen vor, ferner ist es zu finden im Knochenmark. Retikuläres Bindegewebe besitzt auch das sogenannte **cytoblastische Gewebe**, bei welchem die Maschen des an Blutgefäfskapillaren reichen bindegewebigen Retikulums so stark mit Leukocyten angefüllt sind, dafs in mikroskopischen Schnittpräparaten das Bindegewebe von diesen ganz oder nahezu vollständig verdeckt wird. Dieses cytoblastische Gewebe findet sich bei den wachsenden Tieren in gröfserer Menge als bei den älteren Individuen, und zwar in verschiedenen Schleimhäuten, in den Lymphdrüsen, in der Milz, der Konjunktiva u. a. m.

Lange Zeit ist das retikuläre Bindegewebe als adenoides und als cytogenes Gewebe bezeichnet worden. Während der erstere Name durchaus unpassend ist, hat die letztere Benennung nur für das retikuläre Bindegewebe derjenigen Tiere ihre Berechtigung, wo dasselbe ein reines Zellengewebe darstellt.

3. Das Fettgewebe.

Das Fettgewebe ist ein an Fettzellen reiches Bindegewebe, in welchem sich jene Zellen zu verschieden grofsen Gruppen zusammengelagert haben (Fig. 11). Das sie umschliefsende faserige Gerüst verbindet die kleineren Fettzellenläppchen zu gröfseren und zu Fettzellenlappen von vielfach träubchenartiger Anordnung der Läppchen (Fetträubchen).

Das Gewebe ist reich an Blutgefäfsen, Lymphgefäfsen und Nerven. Es findet sich in Form vereinzelter Zellgruppen zerstreut im fibrillären Bindegewebe. In gröfseren Mengen treffen wir es an in den Augenhöhlen, um die Nieren, in den Knochen, im Wirbelkanale, in den Sohlenballen u. a. m. Als Fettpolster von oft recht erheblicher Mächtigkeit kommt es unter der Haut vor. Es dient als Reservoir von Nahrungssäften und wirkt schützend für gewisse Organe und Körperteile gegen Prellungen und Stöfse, sowie gegen Abkühlung.

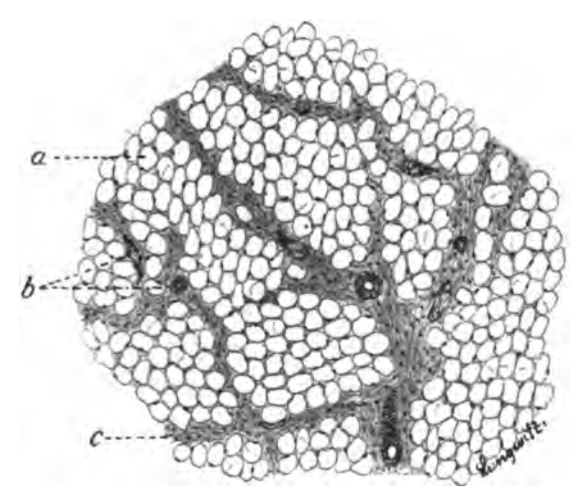


Fig. 11. Fettgewebe aus dem Fettpolster vom Kniegelenk des Esels.
a) Fettzellen, *b*) Blutgefäfse, *c*) Bindegewebsgerüst. Vergr. Zeifs. A. Oc. 2.

Die ausgebildeten grofsen **Fettzellen** sind rundlich in der Form. Bei dichter Lagerung drücken sie sich flach und eckig. Ihr Inhalt besteht zur Hauptsache aus einem Fettropfen, welcher das körnige Zellprotoplasma und den ovalen, mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehenen Zellkern zur Seite gedrückt hat. Das Ganze umschliefst eine dünne homogene, durchsichtige Membran, deren Gegenwart von manchen Autoren geleugnet wird. Sieht man die Zelle so, dafs der plattgedrückte Kern an der Peripherie liegt, und ist der Fettropfen so grofs, dafs der

protoplasmatische Saum nur undeutlich zu bemerken ist, so buchtet der Kern zuweilen die Zellmembran etwas aus. Man spricht dann wohl auch von einer Siegelringform der Zelle (Fig. 12a). Der Kern gut entwickelter Fettzellen enthält meist ebenfalls ein oder mehrere Fetttröpfchen (Fig. 12b).

Physikalisches und chemisches Verhalten. Bei der Untersuchung in Wasser mit auffallendem Lichte zeigen die Fettzellen unter dem Mikroskop einen Silberglanz. Osmiumsäure färbt die Fettropfen braun bis schwarz, Scharlach R und Sudan III rot, Indophenol blau. Häufig

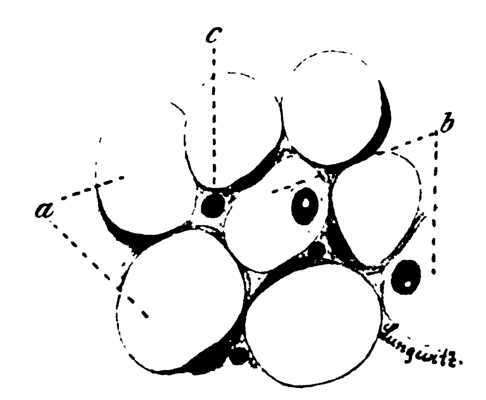


Fig. 12. Fettzellen *a*) und *b*), *c*) Bindegewebszellkern. Vergr. Zeifs. 1/12 Oc. 4.



Fig. 13. Fettzellen. *a*) Einzelne Fettsäurekristalle, *b*) Büschel derselben, *c*) Fettzellen mit Kristallbüscheln, *d*) Fettzelle ohne dieselben.

enthalten die toten Fettzellen stern- bezw. stechapfelförmige Büschel feiner nadelförmiger Fettsäurekristalle, bestehend aus einem Gemisch von Palmitin und Stearin (sogen. Margarinkristalle).

Entstehung der Fettzellen. Die Fettzellen sind nach Poljakoff als das Resultat der produktiven Tätigkeit der kugelförmigen beweglichen Bindegewebszellen aufzufassen, welche in dieser Beziehung einzelligen Drüsen gleichen. Nach demselben Forscher finden sich im lockeren Bindegewebe, besonders an den Stellen der Fettablagerung, kugelförmige Bindegewebszellen,



Fig. 14. Entstehung der Fettzellen (subkutanes Bindegewebe eines Rindsembryo, nach interstitieller Injektion von Osmiumsäure), das Fett schwarz gefärbt dargestellt. Vergr. 550 (Ranvier).

welche gröfser sind als die Lymphkörperchen und einen kugelförmigen Kern enthalten. Das stark lichtbrechende Zellprotoplasma ist ungekörnt. Unter günstigen Verhältnissen (Ernährung) vergröfsern und teilen sich diese Zellen. In manchen Fällen treten vor der Teilung kleine Fettkügelchen auf, so dafs die Zelle granuliert erscheint. Diese Fetttröpfchen vereinigen sich schliefslich in der mit amöboider Bewegung ausgestatteten Zelle zu einem grofsen Fettropfen, welcher immer gröfser wird und schliefslich (bei der fertigen Fettzelle) die Zellmembran ganz ausfüllt.

Bei mangelhafter Gewebsernährung kann das Fett wieder verschwinden. Es wird in der Zelle gelblich, der Fettropfen nimmt an Umfang ab, zerfällt in kleinere Tröpfchen und schwindet schliefslich gänzlich. Dies braucht jedoch nicht in allen Zellen eines Fettzellenläppchens in gleichem Mafse zu geschehen. Füllt die ausgedehnte Zellhülle eine wässerige Flüssigkeit, so spricht man wohl auch von serösen Fettzellen. Durch Schrumpfung des Zelleibes und Rückkehr in den protoplasmatischen Zustand kann die Fettzelle die ursprüngliche Beschaffenheit wieder annehmen.

4. Das Gallertgewebe.

Das gallertartige Bindegewebe besteht aus einer gallertigen Grundsubstanz mit eingelagerten wenigen Bindegewebsfibrillen, sowie feinen Bindegewebsbündeln und runden spindelförmigen oder sternförmigen Bindegewebszellen. Die homogene, durchscheinende oder leicht getrübte Grundsubstanz enthält hauptsächlich Mucin, weshalb das Gewebe auch **Schleimgewebe** genannt wird. Die Zellen hängen mit ihren Fortsätzen zusammen und bilden eine Art zelliges Retikulum.

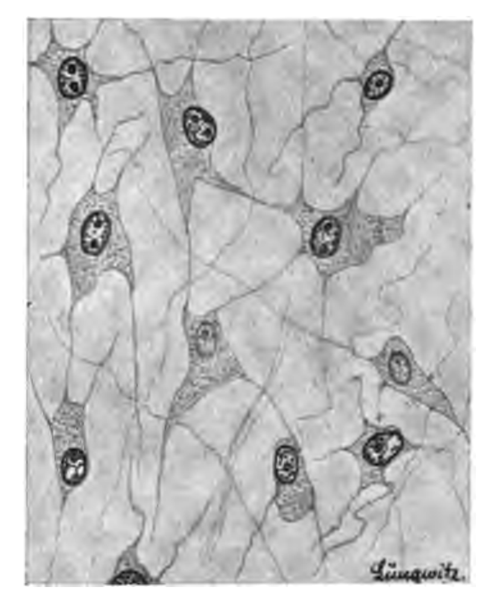


Fig. 15. Gallertgewebe aus dem Nabelstrang des Schweinsembryo. Zupfpräparat. Vergr. Zeifs. 1/12 Oc. 4.

Vorkommen. Echtes Gallertgewebe findet sich bei den Haussäugetieren nur bei jungen Embryonen am Nabelstrange (Whartonsche Sulze). Mit zunehmendem Alter des Fötus werden die Bindegewebsfibrillen zahlreicher, so dafs die charakteristischen Eigenschaften des Gallertgewebes verloren gehen.

In gröfserer Verbreitung kommt das gallertige Bindegewebe bei niederen Tieren vor.

Entwicklung des Bindegewebes. Seinen Ausgang nimmt das Bindegewebe von einem indifferenten embryonalen Zellengewebe mit rundlichen, später auch sternförmigen Zellen. Die letzteren scheiden die Grundsubstanz ab, welche, wie die Zellen, nach Beschaffenheit und Form sich an die physiologische Beanspruchung der Gewebsform anpafst. Man nennt dieses nur aus anastomosierenden Zellen und schleimiger Interzellularsubstanz bestehende Gewebe **embryonales Bindegewebe.** Ist dasselbe in der Entwicklung etwas weiter vorgeschritten, so dafs in der Grundsubstanz bereits spärliche Fibrillen erscheinen, so bevorzugt man wohl auch den Namen fötales Bindegewebe.

Die Frage, ob die Bindegewebsfasern aus den Zellen oder aus der Grundsubstanz entstehen, kann gegenwärtig als einwandfrei entschieden noch nicht betrachtet werden, wenn man auch mehr ihrer Entstehung innerhalb der Zelle zuneigt. Poljakoff läfst die kollagenen Fibrillen aus der interfilaren Substanz des Zellprotoplasmas entstehen. Auch Flemming und Mall nehmen an, dafs sie sich intrazellulär entwickeln.

Nach den Untersuchungen Malls an Froschlarven und Schweineföten wird das Mesenchym bei sehr jungen Embryonen von Zellen oder Zellreihen gebildet, deren

Protoplasma durch Vermehrung sich zu einem dichten Syncitium vereinigt. Das Protoplasma differenziert sich in einen fibrillären Teil, das Exoplasma, und in einen den Kern umgebenden körnigen Teil, das Endoplasma. Die Kerne des Syncitiums vermehren sich und Endo- wie Exoplasma wachsen. Die zarten Fibrillen des Exoplasmas legen sich zu Bündeln zusammen. Diese anastomosieren untereinander. Schliefslich zerreifsen die Verbindungsstücke, und die dicken Fasern spalten sich in die einzelnen kollagenen Fibrillen. Auf diesen liegen die Zellen, welche durch Umwandlung der Kerne und des Endoplasmas entstehen.

II. Das elastische Gewebe.

Bau. Das elastische Gewebe ist ein Grundsubstanzgewebe, welches als Hauptbestandteil **elastische Fasern** besitzt und zum Unterschiede von dem weifsen Bindegewebe gelblich aussieht. Diese elastischen Fasern sind stark glänzende, band- oder walzenartige Gebilde von verschiedener Stärke. Ihren Namen haben sie von der ihnen eigenen grofsen Elastizität. Es gibt Fasern von äufserster Feinheit und bei den Tieren solche bis zu 18 μ Durchmesser. Sie bestehen nicht aus Fibrillen und vereinigen sich nicht zu Bündeln, wohl aber teilen sie sich oft. Bei den stärkeren Fasern kann man eine dunklere, weniger feste Achsenschicht von einer helleren, dichteren Rindenschicht unterscheiden. Bei Behandlung mit Kali läfst sich die erstere aus der festeren Rindenschicht herausmazerieren.



Fig. 16. Elastische Fasern.
a) unverzweigte, *b*) und *c*) sich verzweigende elastische Fasern.

Die elastischen Fasern sind sehr widerstandsfähig gegen Säuren und Alkalien. Jedenfalls bestehen sie aus einer kollagenen gelatinierenden und einer elastischen Substanz, dem Elastin. Nach dreifsigstündigem Kochen mit Wasser bei 160° wandeln sie sich in eine flüssige, nach Leim riechende Substanz um. Pikrokarmin färbt die Fasern gelb, Orcein braun, Resorcinfuchsin blau.

Vorkommen. Die elastischen Fasern finden sich meist mit Bindegewebe vermengt vor. Bei Beschreibung der letzteren war bemerkt worden, dafs das fibrilläre und retikuläre Bindegewebe immer vereinzelte elastische Fasern enthält. Es sind dies meist dünne Fasern in schwankender Menge. Vereinzelt kommen sie weiter vor im Fettgewebe, Knorpel und Knochen, in dem letzteren nur spärlich, ferner in den Muskeln, wenig in den Extremitätenmuskeln, reichlich im Zwerchfell. (Geschützte Lage, wenig Bewegung bedingen Mangel an elastischem Gewebe. Melnikow-Raswedenkow.) In gröfseren Mengen findet sich elastisches Gewebe in Gemeinschaft mit fibrillärem Binde- und Fettgewebe in dem Strahlkissen (elastischen Polster) des Pferdes und im Sohlen- und in den Zehenballen von Hund und Katze. Die elastischen Fasern liegen daselbst vereinzelt, zum Teil sind sie zu Strängen und Nestern zusammengelagert. Im Strahlkissen kommen

sie im hinteren Teile reichlicher vor und sind hier feiner und länger als in dem vorderen.

Die dicken elastischen Fasern bilden den Hauptbestandteil der elastischen Bänder und Sehnen: Lig. nuchae, Ligg. flava, Ligg. vocalia, Lig. stylohyoideum, Lig. suspensorium penis, Sehnen der glatten Muskeln der Trachea etc. Zwischen den elastischen Fasern befindet sich wenig lockeres, Gefäfse führendes Bindegewebe.

Schliefslich ordnen sich die elastischen Fasern auch zu zarten Netzen, zu



Fig. 17. Netzförmig angeordnete elastische Fasern aus der mittleren Haut der Art. pulmonalis des Pferdes. Vergr. 350 (Kölliker).



Fig. 18. Membrana fenestrata. Aus der Carotis des Pferdes. Vergr. 350 (Kölliker).

elastischen Fasernetzen und elastischen Membranen, welche, wenn sie Lücken besitzen, Membranae fenestratae (Fig. 18) genannt werden. Sie finden sich in den Arterienwänden, der Trachea, den Bronchien etc. Die elastischen Fasernetze enthalten, wenn sie weitmaschig sind, meist dünne, wenn sie engmaschig sind, meist dicke Fasern. Im ersteren Falle spricht man von feinen, in letzterem Falle von groben elastischen Netzen.

Bei verschiedenen **Vögeln** (Sperling und Krähe) fand Schaffer an der Streck- wie Beugeseite der Zehen elastische Bänder.

Entwicklung des elastischen Gewebes. Die elastischen Fasern liefs man früher aus der Grundsubstanz (H. Müller, Ranvier, Kollmann), dann aber auch aus den Zellkernen entstehen (Henle, Sudakewitsch, Kuskow). Die erstere Lehre wird auch gegenwärtig noch vertreten. Wie bei den kollagenen, so neigt man auch hinsichtlich der elastischen Bindegewebsfasern in neuerer Zeit mehr zu der Ansicht. die Zellen für die Bildungsstätte zu halten. So läfst Poljakoff die elastischen Fasern aus der filaren Substanz der Zellen hervorgehen. Hansen gibt beides zu, Entstehung aus Elastinkörnern in der Zelle und Entstehung in der Interzellularsubstanz. Babor, Teuffel und Mall kommen auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Schlusse, dafs die Fasern sich in der Zelle entwickeln; sie entstehen neben den kollagenen Fibrillen aus dem Exoplasma. Nach Mall bestehen die elastischen Fasern nie aus Körnchenreihen, sondern erscheinen gleich als feine unter 1 μ dicke homogene Fibrillen, welche ein Netzwerk bilden.

III. Das vesikulöse Stützgewebe.

Bau. Dasselbe ist nach Schaffer eine besondere Form der Bindesubstanz, ausgezeichnet durch das Vorkommen von blasenförmigen Zellen

(blasige Bindegewebszellen) mit festen, kapselartigen Wänden. Es hat in der Form, welche verschieden sein kann, Ähnlichkeit mit dem Knorpelgewebe. Das vesikulöse Stützgewebe ist sehr widerstandsfähig.

Vorkommen. Es kommt hauptsächlich bei wirbellosen Tieren und niederen Wirbeltieren, weniger bei den Haussäugetieren vor. Hier ist es gefunden worden in den dorsalen Sesamknochen bei der Katze (Ikoda), in den knorpelartigen Teilen der Achillessehne, am Tuber calcanei vom Kalbe zwischen den Sehnenfasern (Schaffer).

Bei den **Vögeln** findet es sich in den Sesamknötchen der Beugesehnen und in den knorpelartigen Höckern der Zehenbeugesehnen.

Literatur*). Eulenburg, A., De tela elastica. Berlin. 1836. — Reichert, C. B., Vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe u. d. verwandten Gebilde. Dorpat. 1845. — Donders, Mikroskopische und mikrochemische Untersuchungen tierischer Gewebe. Holländische Beiträge, herausgegeben von van Deen, Donders und Moleschott. Bd. 1, S. 258. 1847. — Bichat, Traité des membranes. Todds Cyclopaedia of Anat. and Physiol. Vol. IV. P. I. Synovia and Serous membranes by Brinton. 1847—49. — Kölliker, Über den Bau der Synovialhäute. Mitt. d. naturf. Ges. in Zürich 1849. — Gerlach, Handbuch der Gewebelehre. Mainz 1850. — Kölliker, Histologische Beiträge über Bindegewebs- und Muskelfibrillen. Ztsch. für wiss. Zool. Bd. 2, S. 281. 1850. Mikroskopische Anatomie S. 215. — Henle, Canstatts Jahresberichte für 1851, 52, 58, 60. — Virchow, Über die Identität von Knochen-, Knorpel- und Bindegewebskörperchen, sowie über Schleimgewebe. Würzburger Verhandlungen. Bd. 2, S. 162. 1851. — Thierfelder, De regeneratione tendinum. Dissertatio histologica. Meifsen 1852. — Rollet, A., Untersuchungen über die Struktur des Bindegewebes. Wiener Sitzgsber. Bd. 30. — Bauer, A., Die Entwicklung der Bindesubstanz. Tübingen 1858. — Bruch, Vergleichende Untersuchungen über das Bindegewebe. Z. f. w Zool. Bd. 6. — Béla Machik, Beiträge zur Kenntnis des Sehnengewebes. Wiener akad. Sitzungsber. Bd. 34, S. 91. 1858. — Bandlin, A., Zur Kenntnis der umspinnenden Spiralfasern des Bindegewebes. Diss. Zürich 1858. — Schultze, M., Observationes de retinae structura penitiori, Comment. academ. Bonnae 1859. p. 13, 14, 17. — Weifsmann, A., Über den feinen Bau des menschlichen Nabelstranges. Z. für rat. Med. Bd. 11. 1860. — Schultze, M., Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe, Reicherts u. Du Bois Reymonds Archiv 1861, S. 12. — Kölliker, Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Würzburg 1861. — Beale, Die Struktur der einfachen Gewebe des menschlichen Körpers, übersetzt von Carus, Leipzig 1862. — v. Recklinghausen, Die Lymphgefäfse und ihre Beziehungen zum Bindegewebe. S. 52. 1862. — Langhans, Beiträge zur Histologie des Sehnengewebes im normalen und pathol. Zustande. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. 5, S. 86. 1864. — Hoyer, Ein Beitrag zur Histologie bindegewebiger Gebilde. Arch. f. Anat. und Physiol. S. 240. 1865. — His, W., Die Häute und Höhlen des menschlichen Körpers. Basel. 1865. — Landois, Berliner mediz. Zentralblatt. Nr. 32. 1865. — Rauber, A., Vatersche Körper der Bänder- und Periostnerven etc. Diss. 1865.*) Czajewicz, Mikrosk. Unters. über d. Textur, Entwicklung, Rückbildung und Lebensfähigkeit des Fettgewebes. Reicherts u. du Bois Rs. Arch. 1866. — Grufsendorf, Über die spindelförmigen Körperchen des Bindegewebes. Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe Bd. 26. 1866. — Sappey, Vaisseaux et nerfs du tissu fibreux. Comptes R. de l'acad. des Sc. de Paris 1866.*) — Landzert, Zur Histologie der Synovialhaut. Zentralbl. für die mediz. Wiss. Nr. 24. 1867. — Frerichs, „Synovia“ in Wagners Handwörterbuch der Physiologie. Bd. 3. — Hüter, Zur Hystologie der Gelenkflächen und Gelenkkapseln. Virch. Arch. Bd. 36. 1866. — Klinik der Gelenkkrankheiten 1870 71. — Schweigger-Seidel, Die Behandlung d. tierischen Gewebe mit Argentum nitricum. Arb. a. d. phys. Inst. zu Leipzig. 1866. — Frey, Handbuch der Histologie und Histochemie vom Menschen 1867. — Rindfleisch, Lehrbuch der patholog. Gewebelehre 1867. — Rollet, A., Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben 1868. — Breslauer, W., Über die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes, Arch. für mikr. Anat. Bd. 5, S. 512. 1869. — Ranvier, Éléments cellulaires des tendons et du

*) Die mit * versehenen Literaturangaben beziehen sich auf Nerven im Bindegewebe.

tissu conjonctif lache. Arch. de physiologie. II. 471. 1869. — Flemming, W., Über die Histogenese der fixen Zelle und der Fettzelle im Bindegewebe. Med. Zentralbl. Nr. 31. 1870. — Güterbock, Zur Lehre von den Bindegewebskörperchen in den Sehnen. Zentralbl. für die med. Wissensch. S. 33. 1870. — Frey, Traité d'Histologie et d'Histochemie traduit par S. Spillmann. Paris 1870. 276. — Toldt, C., Beiträge zur Histologie und Physiologie des Fettgewebes. Sitzungsbericht der Akad. der Wissensch. Bd. 62, Abt. 2, Jahrg. 1870. — Henle, Handbuch der Anatomie. Bd. 1 u. 2. 1871. — Boll, Fr., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe. Arch. für mikr. Anat. Bd. 7. 1871. — Albert, Zur Histologie der Synovialhäute. Wiener akad. Sitzungsber. Bd. 64. 1871. — Flemming, Über die Bildung und Rückbildung der Fettzelle im Bindegewebe. Arch. für mikr. Anat. Bd. 7. 1871. — Über Veränderungen der Fettzelle bei Atrophie und Entzündung. Virchows Arch. Bd. 52. 1871. — Mitteilungen zur Physiologie der Fettzelle. Arch. für mikr. Anat. 1871. — Über das subkutane Bindegew. und sein Verhalten in Entzündungsherden. — Virchows Archiv. 1872. — Rollet, A., Von den Bindesubstanzen, Strickers Hdb. Lehre von den Geweben. Leipzig. Bd. 1. 1871. — Ludwig u. Schweigger-Seidel, Die Lymphgefäfse der Fascien und Sehnen. Leipzig 1872. — Gruenhagen, A., Notiz über die Ranvierschen Sehnenkörper. Arch. für mikr. Anat. Bd. 9, S. 282. 1873. — Hartwig, O., Über die Entwicklung und den Bau des elastischen Gewebes etc. Arch. für mikro. Anat. Bd. 9. 1873. — Klein, The anatomy of the Lymphatic system. 1873. — Nicoladoni, C., Unters. über d. Nerven aus d. Kniegelenkkapsel d. Kaninchens. Wiener med. Jahrb. S. 401. 1873*). — Möller, Über Endothel der Sehnenscheiden an den Muskeln der Extremitäten des Menschen. Diss. Göttingen. 1873. — Spina, Wiener med. Jahrb. 1873. — Nikiforoff, Untersuchung des Bindegewebes. Münchener med. Wochenschrift, Jg. 34, No. 11, S. 211. — Löwe, L., Zur Histologie des Bindegewebes. Wiener med. Jahrb., 1874. Heft 3. — Henke und Reyher, Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Wiener akad. Sitzungsber. Bd. 70, Heft II. 1874. — Tillmanns, Beiträge zur Histologie der Gelenke. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10. 1874. — Untersuchungen über die Unzuverlässigkeit der Versilberungsmethode für die Histologie der Gelenke. Virch. Archiv. Bd. 67. 1875. — Steinberg, Untersuchungen über den Bau der Synovialhaut. Diss. Petersburg. 1874. (Russisch). — Krause, W., Histologische Notizen, Zentralbl. f. med. Wissensch. No. 14. 1874. — Rauber, Über Vatersche Körperchen in den Gelenkkapseln. Zentralbl. f. med. Wissensch. Nr. 20. 1874*). — Sachs, Die Nerven der Sehnen. Arch. f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Med. 1875*). — Ranvier: Nouvelles recherches sur la structure et le développement des tendons. Traveaux du laboratoire d'histologie du collège de France. Paris 1874. — Morochowetz, L., Zur Histochemie des Bindegewebes. Vrh. naturhist. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 1. 1874. — Waldeyer, W., Über Bindegewebszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11. 1875. — Ranvier, Traité technique d'histologie, Paris 1875. — Tillmanns, H., Die Lymphgefäfse der Gelenke. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. S. 649. 1876. — Flemming, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Bindegewebes. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 12. 1876. — Sappey, Traité dé l'Anatomie descriptive. Paris. 3. ed. 1876. — Flemming, Beobachtungen über Fettgewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876. — Colomiatti, Contribuzione allo studio delle articolazione. Giorn. dell. R. Acad. di Medic. di Torino. Nr. 1 und 2. (Ref. Hoffman und Schwalbe 1876). — Rollet, Über einen Nervenplexus und Nervenendigungen in einer Sehne. Wiener Sitzgsber. Bd. 73. 1876*) — Schwalbe, Beiträge zur Kenntnis des elastischen Gewebes. Z. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 2. — Key, A., und Retzius, G., Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm. 1875 u. 76*). — Van der Sluijs, Zur Histologie der Synovialhäute. Niederl. Arch. f. Zool. 3. Bd. 1876/77. — Nagel, Die Entwicklung der Extremitäten der Säugetiere. Diss. Marburg. 1878. — Hoggan, Über Fettzellen. Tageblatt d. Naturforschervers. in Kassel. 1878. — Löwe, L., Zur Kenntnis d. Bindegewebes. Arch. f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abt. Heft 2 u. 3. 1878. § 2: Die Histologie und Histogenese des Fettgewebes. — Schuster, Zur Entwicklungsgeschichte des Hüft- und Kniegelenks. Mittlg. a. d. embryol. Inst. zu Wien. 1879. — Flemming, W., Über die Entwicklung d. Fettzellen und d. Fettgewebes. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1879. — Schulin, Über die Entwicklung und weitere Ausbildung der Gelenke des menschlichen Körpers. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879. — Hoggan, On the developpment and retrogression of te fatcell. Journ. of the Royal micr. Society. Vol. II. 1879. — Pfeuffer, Ph., Die elastische Faser des Ligamentum nuchae unter der Pepsin- und Trypsineinwirkung. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 16, S. 17. 1879. — Soubbotine, Recherches histologiques sur la structure des membranes synov. Archiv de Physiologie. 1880. — Herrmann und Tourneux, Contribution à l'étude des membranes synoviales. Gaz. médic. de Paris. Nr. 19. 1880. — Busch, Verhandlung d. phys. Berl. Gesellschaft v. 10. Dez. 1880. — Arch. f. Anat. u. Phys. Abt. Jahrgang 1881. — Golgi, C., Sui nervi nei tendini dell'

uomo e di altri vertebrati e di un nuovo organo nervoso terminale musculo-tendineo. Memorie della Reale Accad. delle Sc. di Torino 1880. 32. T*). — Marchi, V., Über die Terminalorgane der Nerven (Golgis Nervenkörperchen) in den Sehnen der Augenmuskeln. Arch. f. Ophthalm. Bd. 28. Abt. I. 1881*). — Sudakewitsch, Das elastische Gewebe, sein Bau u. seine Entwicklung Kiew. 1882. (Russisch.) Ref. im Jahresber. von Schwalbe-Hoffman. Bd. 11. Nr. 6. — Unna, Das subkutane Fettgewebe. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 1. 1882. — Rauber, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in Muskeln und Sehnen. Leipzig. 1882*). — Hagen-Torn, O., Entwicklung und Bau der Synovialmembranen. A. f mikr. Anat. Bd. 21. 1882. — Beltzow, A., Untersuchungen über Entwicklung und Regeneration der Sehnen. A. f. mikr. Anatomie. Bd. 22. 1883. — Pommer, Virch.-Arch. Bd. 92. 1883. — Fromman, C., Struktur der Fettzellen und ihre Membran. Jenaische Ztschrf. für Naturwissensch. Bd. 17. 1884. — Schöbl, Über Wundernetzbildungen im Fettgewebe. Arch. f. Anat. Bd. 24. 1884. — Schneidemühl, G., Beitrag zum feineren Bau der Gelenke bei den gröfseren Haustieren, speziell des Kniegelenks beim Pferde. A. f. wiss. u. prakt. Tierhlkde. Bd. 10. 1884. — Toldt, Lehrbuch der Gewebe. 1884. — Bobritzky, Zur Kenntnis des Baues, d. Entwicklung und d. regressiven Metamorphose der Fettzellen. Med. Zentralbl. 1885. — Jakowski, Ein Beitrag zur Lehre von d. Entw. d. Fettgew. (Ref. in Hoffman-Schwalbes Jahrbücher) 1884/85. — Kölliker, Zur Entwicklung des Fettgewebes. Anat. Anzeiger. 1886. — Renaut, J., Sur la bande articulaire des cartilages diarthrodieux Compt. Rend. T. 104, 1887. — Arnold, Über Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und repressiven Metamorphosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887. — Cattaneo, A. Sugli organi nervosi terminali musculo-tendinei. Turin. 1887. — Ellenberger, Vergleichende Histologie der Haussäugetiere. 1887. — Kuskow, N., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des elastischen Gewebes im Ligamentum nuchae und im Netzknorpel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30, Heft 1, S. 32. 1887. — Pansini, S., Sulla genesi della fibre elastiche, Il Progresso Medico. 1887. — Eichbaum, F., Die Fascien des Pferdes. Archiv f. w. u. pr. Tierheilkunde. 1888. Bd. 14, S. 280 u. Bd. 15, S. 66. — Cattaneo, Organes nerveux terminaux musculo-tendineux, leurs conditions normales et leur manière de se comporter après la section des racines nerveuses et de nerfs spinaux. Arch. Ital. de Biol. Bd. 10. 1888*). — Martinotti, Della ragione delle fibre elastiche coll' uso del nitrato d'argento rapporti fra il tessuto muscolare ed il tessuto elastico. Annali di Freniatria. S. 135. 1888. — Poljakoff, P., Über eine neue Art von fettbildenden Organen im lockeren Bindegewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32, S. 122. 1888. — Rabl-Rückhardt, Fettzellen eigentüml. Form. Arch. f. mikr Anat. Bd. 32. 1888. — Orth, Kursus der normalen Histologie. 5. Aufl. 1888. — Ranvier, L., Les élements et les tissus du systeme conjonctif, Journal de Mikrographie. 1888 1889. 1891. (Vorlesungen.) — Pansini, Intorno alle terminazioni dei nervi sui tendini dei vertebrati. La Riforma medica Ann. 4 1858*). Des terminaisons des nerfs sur les tendons des vertébrés. Arch. Ital. de Biol. Vol. II. 1889. — Toldt, Lehrb. d. Gewebelehre. 3. Aufl. 1888. — Bambeke, Ch. v., De l'origine des tissus de substance conjonctive. Ann. d. Soc. belge de Microsc. T. 12. S. 121. 1889. — Bizzozero, Atrophie d. Fettzellen des Knochenmarkes. A. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889. — Dogiel, A. S., Eine neue Impregnationsmethode der Gewebe mittelst Methylenblau. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889. — Ewald, A, Zur Histologie und Chemie der elastischen Fasern und des Bindegewebes. Zeitschr. f. Biol. Bd. 26, S. 1. 1889. — Iwoff, Über die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. 98, Abt. 3, S. 184. 1889. — Retterer, E., Similtude des processus histogénétiques chez l'embryon et l'adulte. Journ. de l'anat. Anm. 36, p. 358—362. 1890. — Triepel, H., Noch einmal das Wort „elastisch“ in der Bezeichnung eines Gewebes. Anat. Anz., Bd. 17, S. 457. — Flemming, W., Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internat. Beiträge z. wissensch. Med. Bd. 1, S. 213. 1891. — Mall, F., Das retikulierte Gewebe und seine Beziehung zu den Bindegewebsfibrillen. Bd. 17 der Abhandlungen d. math.-phys. Kl. d. K. S. G. der Wissensch. Nr. 4, S. 299. 1891. — Schäfer, E. A., General Anatomy in Quains Anatomy. 10th ed London. 1891. — Schiefferdecker, P. und Kossel, A., Gewebelehre. Abt. 1. 1891. — Ciaccio, Sur les plaques nerveuses finales dans les tendons des vertébrés. Jour. de Microgr. Vol. IV. 1890. Arch. Ital. de Biol. Vol. XIV. 1891*). — Bergonzini, Über das Vorkommen von granulierten basophilen und acidophilen Zellen im Bindegewebe und über die Art, sie sichtbar zu machen. Anat. Anz. Bd. 6. 1891. — Bobritzki, H. J., Über Struktur, Entwicklung und regressive Metamorphose von Fettgewebe. Vet. Vestnik, Charkow, Jg. 10 T. I. (Russisch.) 1892. — Grawitz, P., Über die Struktur des Bindegewebes und deren Bedeutung für die Histologie der Entzündungsvorgänge. Berl. Klin. Wochenschrift Jg. 29, Nr. 6, S. 109. 1892. — Heller, J., Beiträge zur Histiogenese der elastischen Fasern im Netzknorpel und Ligamentum nuchae. Monatssch. f. prakt. Dermatologie. Bd. 14, Nr. 6, S. 217. 1892. — Nussbaum, Jos., Kritischer Blick auf den heutigen

Stand der Frage über die embryonale Entstehung des Blutes und der Bindegewebe. Kosmos, Lemberg 1892. 11—12. (Polnisch.) — Solger, B., Über die Architektur der Stützsubstanzen. Leipzig. 1892. — Rufini, Sur un réticule nerveux special et sur quelques corpuscules de Pacini qui se trouvent en connexion avec les organes musculo-tendineux du chat. A. Ital. de B. Bd. 8. 1893*). — Solger, B., Zur Kenntnis des osmierten Fettes. Anat. Anz. Bd. 8. 1893. — Kotchy, Über die Anatomie der Sehnenscheiden. Mitt. d. Vereins d. Ärzte in Steiermark. 19. Vers. Jg. 1892. S. 20. — Smirnow, A. E., Über die Nervenendigungen in den Sehnen bei Rana temperaria, R. esculenta und Bufo vulgaris. St. Petersburg. (Beilage zum 73. Bd. der Schriften der k. Akademie d. Wissenschaften. (Russisch.) 1893*). — Iwanow, W. W., Über die Nervenendigungen in den bindegewebigen Häuten der Säugetiere. A. d. hist. Labor. d. Univ. Kasan. (Russisch.) 1893*). — Demoor, L, Recherches sur la structure du tissu réticulé. Arch. Biol. Bd. 13. 1893. — Loisel, G., Développement des fibres elastiques dans le ligament cervical du cheval. C. R. soc. biol, S. 10, T. 1. N. 22 p. 559. 1894. — Sappey, Ph. C., Traité d'anatomie générale. Paris. 1894. — Hammar, J. A., Über den feineren Bau der Gelenke. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, Heft 2 und 4. 1894. — Zur Kenntnis des Fettgewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895. — Poljakoff, P. A., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des lockern Bindegewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, S. 574. 1895. Petersburg 1894. Dissert. d. k. militärmediz. Akad. 1894/95. — Golgi, Untersuchungen über den feineren Bau des zentralen und peripheren Nervensystems. Übersetzt von Teuscher. 1894*). — Waldeyer, W., Über Bindegewebszellen, insbesondere über Plasmazellen. Sb. d. k. Preufs. Akad. d. Wissenschaft. N. 34/35, S. 751. 1895. — Triepel, H., Über die elastischen Eigenschaften des elastischen Bindegewebes, des fibrillären Bindegewebes und der glatten Muskulatur. Anat. H. Abt. 1, Bd. 10, Heft 131. 1895. Hansen, Fr., Über Bildung und Rückbildung von elastischen Fasern. Pathol. Institut zu Greifswald. Inaug. Diss. 1896. — Rabl, H., Über die Kerne der Fettzellen. Arch. mikr. Anat. Bd. 47. 1896. — Schaffer, J., Bindegewebe. Jahresber. Fortschr. Anat. Entwicklungsgesch. NF. Bd. 2, S. 133. 1896. — Dömény, P., Entwicklung und Bau der Bursae mucosae. Arch. Anat. und Phys. Anat. Abt. S. 295. 1897. — Hoehl, E., Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Arch. f. Anat. u. Phys. 1897. — Disse, J., Das retikuläre Bindegewebe. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. 7, S. 9. 1897. — Böhm und von Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 1898. — Studnička, F. K., Über die interzellularen Verbindungen, d. sog. Cuticularsaum und d. Flimmerbesatz. d. Zellen. Sitzungsber. d. k. böhmischen Ges. d. Wissenschaft. Math.-phys. Kl. 1898. — Triepel, Über d. elast. Eigenschaften d. elast. Bindegeweb., des fibrill. Bindegeweb. und d. glatten Muskulatur. Anat. Heft. Abt. 1, Heft 31, S. 57. 1898. — Stutzer, H. G., Über elastisches Gewebe im menschlichen Auge. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 45, Abt. 2, S. 322. 1898. — Friedrich, E. P., Die elastischen Fasern im Kehlkopfe. A. f. Laryngol. u. Rhinolog. Bd. 4, Heft 2, S. 184. 1899. — Martinotti, C., Sur la réaction des fibres élastiques avec l'emploi du nitrate d'argent et sur les rapports entre le tissu élastique et le tissu musculaire. Anat. Anz. Bd. 16, S. 201. 1899. — Gardner, M., Zur Frage über die Histogenese des elastischen Gewebes Biol. Zentralbl., Bd. 17, Nr. 11, S. 394. 1899. — Hansen, C., Über d. Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. 16. 1899. — His, W., Über Elastizität und elastisches Gewebe. Anat. Anz. Bd. 15, S. 360. 1899. — v. Lenhossek, Das Mikrozentrum d. glatten Muskelzellen. Anat. Anz. Bd. 16, S. 334. 1899. — Honkamp, Ist es unwissenschaftlich, die Bezeichnungen „elastisches Gewebe" und „Elastin" beizubehalten? Monatsh. prakt. Dermat Bd. 29, S. 501. — v. Marschalko, Th., Zur Plasmazellenfrage. Zentralbl. allg. Pathol. und path. Anat. Bd. 10, S. 851. 1899. — Melnikow, N. u. Raswedenkow, Histologische Untersuchungen über d. elastische Gewebe in normalen und in pathol. veränderten Organen. Beiträge zur pathol. Anat. und z. allg. Pathol. Heft 3, S. 546. 1899. — Schaffer, Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondre ihrer Verbindungen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 66, Heft 2, S. 214. 1899. — Spuler, A., Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanz. 14. Abb. auf 2 Taf. Anat. H., H. 21 = Bd. 7, Heft 1, S. 105. — Volpino, Atti della R. Accad. delle scienze di Torino. Bd. 34. 1899. — Zachariadès, Sur la structure du faisceau conjonctif. C. R. soc. Biol. S. Bd. 11, p. 115 u. p. 158. 1899. — Henneberg, B., D. Bindegewebe in d. glatten Muskulatur und d. sog. Interzellularbr. Anat. Hefte. Heft 44. 1900. — Huber, C., und de Witt, L., Observations on Sensory Nervefibres in Visceral Nerves and on their Modes of Terminating. Sensory Nerve-Terminations in the Tendons of the Extrinsic Eye-Muscles of the Cat. Journ. of comparat. Neurology. Vol. X. 1900.*) — Triepel, Die Elastizität des gelben Bindegewebes und der quergestreiften Muskulatur. Anat. Hefte, Bd. 14, S. 317. 1900. — Über gelbes Bindegewebe. Anat. Anz. Bd. 15, S. 300. 1900. — Schaffer, Jos., Grundsubstanz, Interzellularsubstanz und Kittsubstanz. Anat. Anz. Bd. 19, S. 95. 1901. — Banchi,

Contributo alla connescenza dell' origine della sinovia. Lo sperimentale, Anno 54, T. 2. S. 273. 1901. — Varaldi, L., Sulla frequente presenza di elementi cartilaginei nello spessore dei tendini negli animali domestici. Parma 1901. — Szymonowicz, Lehrbuch der Histologie. 1901. — Ellenberger und Günther, Grundrifs der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 1901. — Waldeyer, W., Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57, S. 1. 1901. — Rabor, J. E., Zur Histogenese der Bindesubstanzen bei den Weichtieren. Verh. 5. Intern. Zool. Kongr. Berlin 1901. S. 796. — Flemming, W., Die Histogenese der Stützsubstanzen der Bindesubstanzgruppe. Handb. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere v. O. Hertwig, 4. u. 5. Lief. 1—20. 1902. — Mall, Fr., The developpment of the connective tissues from the connective tissue syncytium. Amer. Journ. Anat. Bd. 5, 1, p. 329. 1902. — Teuffel, E., Zur Entwicklung der elastischen Fasern in der Lunge des Fötus und der Neugeborenen. Arch. Anat. u. Physiol. anat. Abt. S. 377. 1902. — Schaffer, J., Über die Sperrvorrichtung an den Zehen der Vögel Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 73. S. 377. — Derselbe, Über Knorpelbildung an den Beugesehnen der Vögel. Zentralbl. Physiol. Bd. 16, S. 115. 1902. — Schaffer, J., Über das vesikulöse Stützgewebe. Vorl. Mitteilung. Anat. Anz. Bd. 23, S. 464. 1903. — Schuberg, Aug., Untersuchungen über Zellverbindungen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 74, Heft 2, S. 155. — Küttner, H., Über die perforierenden Lymphgefäfse des Zwerchfells. Zentralbl. f. Chir., Jahrg. 30, Nr. 36. Verh. d. deutschen Ges. f. Chir. 1903. S. 65. — Renaut, J., Sur la tramule du tissu conjonctif. C. R. de l'Assoc. des Anat. S. 5. Liège 1903. Arch. anat. microsc. T. 6. 1903. — La substance fondamentale continue du tissu conjonctif lâche. C. R. soc., biol. Paris, T. 55. 1903. — Zachariadés, P. A., Sur la structure de la fibrille conjonctive. Étranglements fibrillaires. Filaments axiles. C. R. de l'Assoc. des Anat. 5. Sess. Liège 1903. — Sur l'existence d'un filament axile dans la fibrille conjonctive adulte. C. R. Acad. sc. Paris 1903. — Maximow, A., Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. 5. Suppl.-Heft d. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. 1902. — Über Klasmatocyten und Mastzellen. Zentralbl. allg. Path. u. path. Anat. Bd. 14. 1903. — Laguesse, E., Sur l'histogénèse de la fibre collagène et de la substance fondamentable dans la capsule de la rate chez les Sélaciens. Arch. anat. microsc. T. 6. 1903. — Sur la substance amorphe du tissu conjonctif lâche. C. R. Soc. biol. Paris T. 55. 1903. — Grönroos, H., Bindegewebe ohne Bindegewebszellen. Anat. H. Bd. 22. 1903. — Lesbre, Éléments d'Histologie et de Technique Microscopique 1903. — Stöhr, Lehrbuch der Histologie. 1905. — Richter, Über den Bau und die Funktionen der Fufsenden der Perissodactyla unter besonderer Berücksichtigung der Bewegungsvorgänge am Hufe des Pferdes. Dresden. Dissert. 1905.

IV. Das Knorpelgewebe.

Das Knorpelgewebe ist ein festes, aber schneidbares, biegsames, elastisches Gewebe von weifser, bläulich-weifser bis gelblicher Farbe, welches in dünner Schicht durchsichtig ist.

Es ist umgewandeltes Bindegewebe und besteht wie dieses aus Grundsubstanz und Zellen. Lymphgefäfse und Nerven sind in ihm nicht enthalten.

Bau. Das Charakteristische sind die **Knorpelzellen.** Dieselben sind rundlich oder halbkugelig bis linsenförmig, selten sternförmig und haben einen weichen, zarten, fein granuliert erscheinenden Zelleib und einen, zuweilen auch doppelt vorhandenen grofsen Kern mit Kernkörperchen. Dem Zellprotoplasma sind oft Glykogen und Fettröpfchen, diese besonders in älterem Knorpel, eingelagert. Ihm liegt dicht eine sogn. Kapsel an, welche nicht immer in allen Knorpelarten deutlich sichtbar ist. Viele Reagentien, darunter auch das Wasser, bringen das Protoplasma zur Gerinnung und Schrumpfung, so dafs dasselbe im Präparat von der Kapsel mehr oder weniger zurücktritt. Durch endogene Zellteilung entstehen Tochterzellen, welche gemeinsam von der Membran der Mutterzelle umschlossen werden. Oft liegen mehrere Zellen in einer

gemeinsamen Kapsel. Sie sind dann durch gegenseitigen Druck an den Berührungsflächen abgeplattet. (S. Fig. 20.) Die Tochterzellen können eigene Kapseln um sich herum bilden.

Pensa fand im Rippenknorpel des Meerschweinchens mittels der Golgimethode im Innern des Zellkörpers Fäden, welche sich verästeln und durchflechten. Der Kern und andere etwa im Protoplasma enthaltenen Gebilde (Fettropfen) werden von dem dichten Fadengeäst umsponnen.

Nach Sardotti ist das Fett ein regelmäfsiger und normaler Bestandteil der Knorpelzellen, nicht etwa ein Zeichen des Alters. Es findet sich entweder in Form eines einzigen Tropfens oder als ein solcher mit noch einigen kleinen Tröpfchen zusammen, oder es sind mehrere bezw. zahlreiche kleine Tröpfchen vorhanden. Hochgradige Abmagerung bringt das Fett nicht zum Verschwinden.

Die Knorpelkapsel wird von den Autoren nicht in gleichem Sinne gedeutet. Jedenfalls ist sie als die die Zellhöhle unmittelbar begrenzende, die Form der Zelle wiedergebende Schicht der Grundsubstanz aufzufassen, welche sich in optischer, physikalischer oder mikrochemischer Beziehung von der übrigen, weiter von der Zelle entfernt liegenden Grundsubstanz unterscheiden läfst (Schaffer). Zwischen den Kapseln und der Grundsubstanz besteht kein prinzipieller Unterschied. Die zusammengesetzten Kapseln sind konzentrisch geordnete Lagen von Grundsubstanz (Hansen).

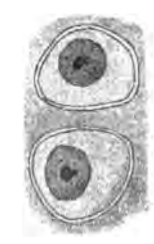


Fig. 19. Zwei auf dem Wege endogener Zellteilung entstandene Knorpelzellen aus der Wucherungszone eines os pisiforme vom Schafembryo. Vergr. Leitz. 1/20 homog. Immers. Oc. 0 (Tereg).

Die homogene **Grundsubstanz** umgibt die Knorpelzellen und wird von denselben allein oder hauptsächlich gebildet. In dieses Zellprodukt sind die faserigen Elemente eingelagert.

Die Grundsubstanz erscheint bei gewöhnlicher Untersuchung entweder hyalin, oder sie ist reich an Bindegewebsfibrillen und elastischen Fasern. Danach unterscheidet man drei Arten von Knorpelgewebe: Den hyalinen, den fibrösen (Bindegewebs- oder Faserknorpel) und den elastischen Knorpel.

Im Alter verknöchern manche Knorpel (Rippen, Kehlkopfknorpel) und werden dadurch hart und spröde.

Die **Entwicklung** des Knorpels erfolgt entweder direkt aus embryonalen Zellen, welche sich vergröfsern und eine Grundsubstanz ausscheiden, die sich zwischen die Zellen schiebt, oder indirekt aus anderem Gewebe, wie z. B. aus dem Bindegewebe des Perichondriums. Der Umwandlung gehen morphologische und chemische Veränderungen des Kernes und des Zellkörpers voraus.

Nach Mall entwickelt sich der Knorpel aus dem Bindegewebssyncitium, indem sich die Kerne vergröfsern und vermehren und das Endoplasma derartig zunimmt, dafs das Exoplasma teilweise verdeckt wird. Die Kerne mit dem umgebenden Endoplasma werden schliefslich durch feine Streifen vom Exoplasma getrennt. Die letzteren verbreitern sich und werden zur Grundsubstanz, von welcher sich das heller werdende Endoplasma abzieht.

In jenem Entwicklungsstadium, in welchem der Knorpel nur oder hauptsächlich aus dicht beisammenliegenden Zellen besteht, nennt man ihn auch Zellenknorpel zum Unterschiede von dem späteren Grundsubstanzknorpel.

Die in geringer Menge vorhandene Grundsubstanz bildet zunächst das Alveolenwerk, in welchem die Zellen liegen. Durch Zunahme der Interzellularsubstanz werden die Abstände der Zellen voneinander gröfser.

Das Wachstum des Knorpels vollzieht sich in der Hauptsache durch endogene Zellteilung und durch Zunahme der ständig von den Zellen gebildeten Zwischenzellsubstanz. Die Art der Zellteilung ist mafsgebend für die Richtung des Wachstums. Zunächst liegen die Teilungsprodukte in demselben Hohlraume. Durch Ausscheidung der Interzellularsubstanz rücken sie auseinander. Ein jedes Teilungsprodukt bekommt auf diese Weise eine eigene Kapsel. Durch wiederholte Zellteilung entstehen Zellgruppen, welche durch ihre Lagerung die Abstammung von einer Zelle erkennen lassen.

Die Ernährung geschieht durch Diffusion. Die nahrungzuführende Flüssigkeit dringt dort vor, wo der geringste Widerstand besteht. Besondere Kanälchen oder andere vorgebildete, die Knorpelhöhlen untereinander verbindende und die Ernährung vermittelnde Saftwege, wie sie angeblich von manchen Forschern beobachtet worden sind, werden neuerdings fast allgemein geleugnet.

Die Bubnoffschen Linien, die Heitzmannschen Zellenausläufer, die Fibrillen von Spina u. a., die Saftkanäle und Saftbahnen von Budge, Arnold, Wolters u. a., Babners Fibrillen, Fleschs Lamellen und radiäre Strukturen, Bütschlis Wabenwerk usw. werden von Hansen mit Recht als Pseudostrukturen bezeichnet, welche auf Faltungen und Auseinanderlagerung der echten Knorpelfibrillen zurückzuführen sind.

Blutgefäfse fehlen im ausgebildeten Knorpel, mit Ausnahme des Septum narium. Im wachsenden Knorpel und in demjenigen, der sich in Knochen umwandelt, kommen Gefäfse vor, welche zunächst allerdings zur Verknöcherung Bezug haben.

1. Der hyaline (echte) Knorpel.

Bau. Im grofsen und ganzen ist der hyaline Knorpel fester als die anderen Knorpelarten. Er verdankt diese Festigkeit der elastischen, bläulichweifs aussehenden Grundsubstanz. Diese erstreckt sich bei gewöhnlicher Untersuchung als eine gleichartige homogene Masse von einer Knorpelzelle zur anderen. Bei Einwirkung gewisser Chemikalien aber (10%ige Kochsalzlösung, Kal. hypermanganic., Baryt- und Kalkwasser, Trypsinverdauung) sieht man, dafs dieselbe zum gröfsten Teile aus kollagenen Bindegewebsfibrillen (Tillmanns) und einer mucinösen Kittsubstanz dazwischen besteht. Solger fand aufserdem in der subperichondralen Zone des Septum narium des Schafes feinste elastische Fasern, einzeln oder zu zweien und dreien zusammenstehend, welche sich weiter nach dem Zentrum des Organes zu verloren. Jene Bindegewebsfasern sind nicht zu Bündeln angeordnet, sondern werden durch die amorphe Grundsubstanz in Form äufserst feiner Primitivfibrillen auseinandergehalten, welche untereinander mehr oder weniger parallel verlaufen. Anfänglich können die Fibrillen auch unregelmäfsig angeordnet sein. Sie schliefsen sich



Fig. 20. Hyalines Knorpelgewebe (Ellenberger-Günther).

später der in dem betreffenden Knorpelbezirk vorherrschenden Hauptrichtung der Fasern an.

Die Kittsubstanz durchtränkt die ganze Grundsubstanz und verdeckt ihre faserige Struktur.

Die Knorpelzellen sind meist in Reihen angeordnet und liegen, in Teilung begriffen, oft in grofser Zahl (2, 4, 8 und noch mehr) in einer gemeinschaftlichen Kapsel.

Pensa konnte mit der Golgimethode im ganzen Innern der Knorpelzellen ein Netz verästelter und sich durchflechtender Fäden nachweisen, welche den Kern und die Fettropfen umspinnen. In manchen Knorpelzellen fand er einen bläschenförmigen Körper neben dem Kern und von dessen Gröfse, welcher noch zwei oder mehrere kleine Kernkörperchen enthielt.

An der Oberfläche des Knorpels haben die Zellen vielfach eine spindelförmige Gestalt und sind mit ihrer Längsachse parallel der Aufsenfläche gerichtet. Die Knorpelkapsel hebt sich zuweilen von der übrigen Gewebssubstanz nicht so gut ab wie bei den anderen Knorpelarten.

Die chemisch nachgewiesenen Hauptbestandteile der Grundsubstanz sind: Chondroitinschwefelsäure und Chondromukoid, Kollagen und Albumoid. Sie lassen sich gesondert durch gewisse Färbemethoden an mikroskopischen Schnitten aus dem Knorpel erwachsener Tiere darstellen.

Alter Knorpel zeigt vielfach Einlagerungen von Kalksalzen in die Grundsubstanz, so dafs er weniger biegsam, vielmehr hart und brüchig ist. Entfernt man mittels Salzsäure die Kalksalze, so bleibt sowohl Struktur wie Form des Knorpels vorhanden.

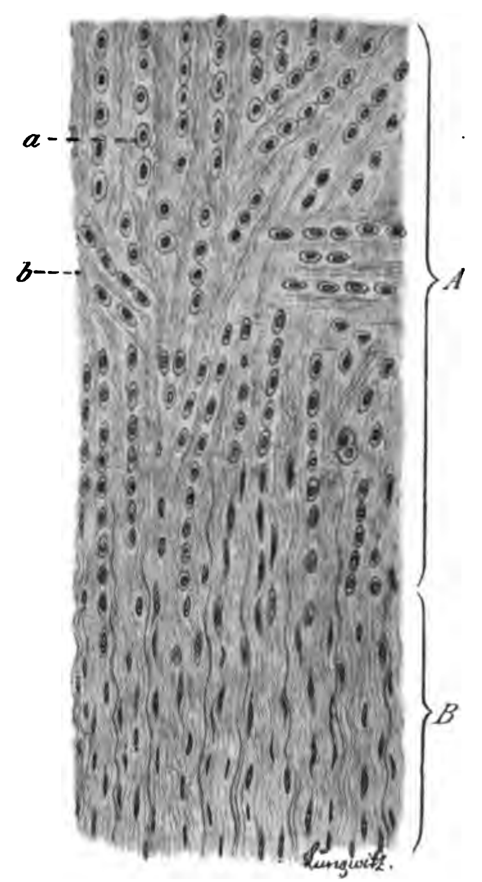


Fig. 21 *). Flächenschnitt durch den knorpeligen Überzug der Gleichbeine, den Übergang von Faserknorpel in Bindegewebe zeigend (Zwischengleichbeinband vom Esel). *A*. Faserknorpel, *B*. faseriges Bindegewebe, *a*) Knorpelzellen, *b*) Grundsubstanzen. Vergr. Zeifs. D. Oc. 2.

Vorkommen. Der hyaline Knorpel bildet die Vorstufe der Hauptmasse des ganzen Skeletts. Er findet sich also besonders beim Fötus als temporärer oder transitorischer Knorpel. Als bleibender Knorpel überzieht er die Gelenkflächen der Knochen (Gelenkknorpel) und die verschiedenen anderen Teile derselben. Er findet sich in der Nase (Nasenscheidewand

*) Fig. 21 gehört zum nächstfolgenden Kapitel.

und Nasenflügel), im Kehlkopfe, der Trachea und in den Bronchien, am Brustbein, an den Rippen und im Herzmuskel, bei den Symphysen und Synchondrosen.

2. Der Faserknorpel (fibröser Knorpel, Bindegewebsknorpel).

Bau. Er sieht weifs aus und ist weicher als der hyaline Knorpel. Die zahlreichen dickwandigen, vielfach reihenweise angeordneten Knorpelzellen werden durch Grundsubstanz auseinandergehalten. In dem letzteren kommen leimgebende Bindegewebsfasern vor, welche entweder in unregelmäfsigen Zügen zwischen ihnen hinziehen und ein sich nach verschiedenen Richtungen durchflechtendes Fasergewebe darstellen (Fig. 22), oder welche in einer Richtung verlaufen (Fig. 23). Der Faserknorpel zeigt oft Übergänge in Bindegewebe und in hyalinen Knorpel. Es ist dann zuweilen schwer, die Zugehörigkeit des Gewebes zum Knorpel- oder zum Bindegewebe zu bestimmen. Die Zellen nehmen nach dem Bindegewebe zu eine gestreckte Form an (Fig. 21).



Fig. 22. Faserknorpel vom Hufknorpel (Pferd). Die Bindegewebszüge verlaufen unregelmäfsig.
Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

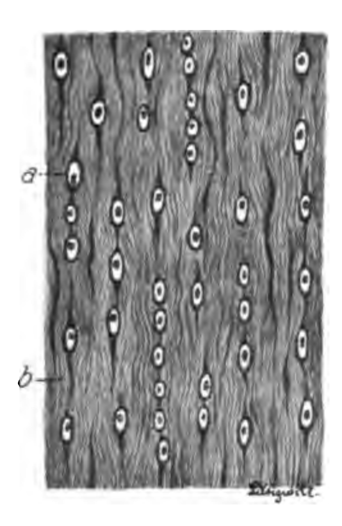


Fig. 23. Faserknorpel vom Zwischenknorpel des Kniegelenkes (Hund).
a) Knorpelzellen, b) Bindegewebszüge, in einer Richtung verlaufend.
Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

Vorkommen. Der Faserknorpel findet sich in den Zwischenknorpeln der Gelenke, in den Bandscheiben der Wirbelknochen, in den Hufknorpeln (hier mit Inseln hyalinen Knorpels durchsetzt), in den Randpartien der Gelenkknorpel und Synchondrosen, eingestreut in das Gewebe der Sehnen und Sehnenscheiden.

3. Der elastische Knorpel (Netzknorpel, gelber Knorpel).

Bau. Die Knorpelhöhlen differieren wenig in ihrer Gröfse, nur nach dem Perichondrium zu sind sie etwas kleiner. Sie sind meist rundlich geformt. Diejenigen an der Peripherie der Organe sind leicht abgeplattet. Zwischen

den in Gruppen zusammenliegenden Knorpelzellen verlaufen in der gleichartigen Grundsubstanz elastische Fasern bezw. Fasern, die dem elastischen Gewebe am nächsten stehen. Diese bilden Netze, welche an den verschiedenen Stellen verschiedene Dichtigkeit besitzen. Der Knorpel zeichnet sich durch seine gelbe Farbe und seine starke Biegsamkeit aus. In den Aryknorpeln und der Epiglottis treten früher als in den anderen Knorpeln elastische Fasern auf (Wolters). — Der Netzknorpel gleicht im ersten Entwicklungsstadium ganz dem hyalinen Knorpel. Die elastischen Fasern entstehen zuerst in der Nähe der Knorpelzellen als feine Fäserchen, welche allmählich stärker werden.

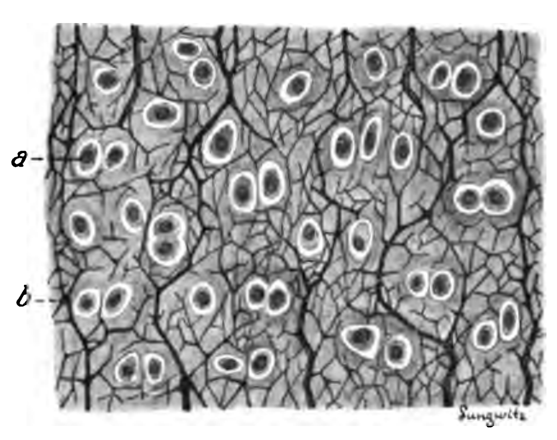


Fig. 24. Elastischer Knorpel aus der Ohrmuschel (Pferd). Zentrale Partie. *a)* Knorpelzellen, *b)* elastische Fasern. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

Vorkommen. In der Epiglottis, den Aryknorpeln, in der cartilago corniculata (Santorini) und cuneiformis (Wrisbergi), in der Ohrmuschel und der tuba auditiva. — Bei alten Tieren wird die Grundsubstanz mancher Knorpel faserig. Auch geht an verschiedenen Orten der hyaline Knorpel in solchen anderer Art über: so z. B. in der cartilago ungulae in Faserknorpel, in der cartilago arytaenoidea (Spitze und Processus vocalis) in Netzknorpel.

Die elastischen Fasern bilden sich nach O. Hertwig mit dem Auftreten der Grundsubstanz im unverästelten Zustande an der Oberfläche reihenartig gelagerter Zellen und zeigen sofort die Eigenschaften des elastischen Gewebes. Sie entstehen jedenfalls aus dem Zellprotoplasma, dem sie zunächst innig anliegen, und wachsen durch Intussusception; sie verästeln sich und bilden neue Fasern.

Literatur. Bergmann, A., De cartilaginibus. Disq. micr. Mitaviae 1850. — Claparède, Untersuchungen über Zellteilung im Zungenknorpel der Neritina fluviatilis. Müllers Archiv S. 159. 1857. — Heidenhain, Zur Kenntnis des hyalinen Knorpels. Aus dem physiol. Institut zu Breslau. 2. Heft. 1863. — Bubnoff, N., Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Knorpels. Wien. Sitzungsber. Bd. 57. Abt. 1. 1868. — Hoffmann und Langerhans, Über den Verbleib des in die Zirkulation eingeführten Zinnobers. Virch.-Arch. Bd. 48. 1869. — Neumann, E., Bemerkungen über das Knorpelgewebe und den Ossifikationsprozefs. Arch. d. Heilk. Bd. 11. 1870. — Hutob, Untersuchungen über Knorpelentzündung. Wiener med. Jahrb. 1871. — Heitzmann, Studien über Knochen und Knorpel. Wiener med. Jahrb. 1872. — Deutschmann, Über die Entwicklung der elastischen Fasern im Netzknorpel. Diss. Erlangen 1873. — Hénocque, Structure des cartilages. Gaz. méd. 1873. — Hertwig, Über die Entwicklung und den Bau des elastischen Gewebes im Netzknorpel. A. f. mikr. Anat. Bd. 9, S. 80. 1873. — Colomiatti, Sulla struttura della cartilagini ialine et fibroelastico reticolato. Gaz. cliniche di Torino. 1873. — Arnold, Zur Kenntnis der Saftbahnen des Bindegewebes. Virchows Archiv. Bd. 68. 1873. — Petrone, Sulla struttura normale e pathologica della cartilagine. Annali universali. p. 507. 1874. — v. Ewetzky, Med. Zentralbl. Nr. 16. 1875. — Baber, C., On structure of hyaline cartilage. The Journal of anat. a physiol. Vol. 10. p. 113. 1875. — Ogston, A., On articular cartilage. Journ. of. Anat. and. Physiol. Vol. 10. 1876. — a. Quaterly Journal of microsc. sc. p. 111. 1876. — Maas, Über das Wachstum und die Regeneration der Röhrenknochen. v. Langenbecks Archiv f. klin. Chir. Bd. 20, Heft 4. — Gerlach, Über das Verhalten des indigo-

schwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe lebender Tiere. Erlangen 1876. — Tizzoni, Referat in Hoffmann und Schwalbe. 1877. — Tillmanns, Über die fibrilläre Struktur des Hyalinknorpels. A. f. mikr. Anat. u. Physiol. S. 18. 1877. — Bütschli, O., Zur Kenntnis des Teilungsprozesses der Knorpelzellen. Z. f. wiss. Zool. Bd. 19. 1877. — Budge, Die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. A. f. mikr. Anat. Bd. 14. 1877. — Weitere Mitteilung über die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. Ibid. Bd. 16. 1879. — Flesch, Über Ernährungswege und Resorptionsvorgänge im hyalinen Knorpel. Württemb. naturw. Zeitsch. 1877. — Nykamp, A., Beitrag zur Kenntnis der Struktur des Knorpels. A. f. mikr. Anat. Bd. 14, S. 492. 1877. — Schleicher, W., Die Knorpelzellteilung. A. f. mikr. Anat. Bd. 16, S. 248. 1879. — Bigelow, W. S., Notiz über den Teilungsvorgang bei Knorpellzellen, sowie über den Bau des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. 1876. — Arnold, Die Abscheidung des indigoschwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe. Virch. Arch. Bd. 13. 1878. — Hasse, Bau und Entwicklung des Knorpels. Zool. Anz. 1879. — Spina, Über die Saftbahnen des hyalinen Knorpels. Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1879. — Untersuchungen über die Bildung der Knorpelgrundsubstanz. Wiener Sitzgsber. Bd. 81, Heft 3. 1880. — Flesch, Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Würzburg 1880. — Vogel, Die Saftbahnen des hyalinen Knorpels. Dissert. Bern 1883. — Zuckerkandl, Beiträge zur Lehre von dem Bau des hyalinen Knorpels. Sitzgsber. der Akad. der Wiss. Bd. 91. 1885. — Stricht, O. van der, Recherches sur le cartilage hyalin. Arch. de Biol. T. 7. 1887. — Beiträge zur Histologie des Hyalinknorpels. Wiener med. Jahrbücher 1886. — Spina, A., Beiträge zur Histologie des hyalinen Knorpels. Med. Jahrb. 1886. — Spronck, Zur Kenntnis der Struktur des Hyalinknorpels. Anat. Anzeiger. Bd. 2, S. 259. 1887. — Kabrhel, G., Beitrag zur Kenntnis der Saftbahnen im Knorpel. Sbornik lékařský, Prag 1887. — Kolster, R., Über die Interzellularsubstanz des Netzknorpels. Arch. f. mikr. Anat. 1887. — Ellenberger, Vergleichende Histologie der Haussäugetiere. 1887. — Solger, Über Schrumpfungserscheinungen am hyalinen Knorpelgewebe des Menschen und deren Beziehungen zu den Fibrillen. A. f. mikr. Anat. Bd. 31, S. 303. 1888. — Czermak, Vergleichende Studien über die Entwicklung des Knochen- und Knorpelgewebes. Anat. Anz. 1888. — Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1888. — Solger, Über perizelluläre und interzelluläre Ablagerungen im Hyalinknorpel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34, S. 408. 1889. — Solger, Über Knorpelwachstum. Verh. d. Anat. Ges. 3. Vers. S. 67. 1889. — Über Saftbahnen des Hyalinknorpels. Deutsche med. W. S. 1016. 1891. — Stricht, van der, Recherches sur la structure du cartilage diarthrodial des oiseaux. Verh. d. Anat. Ges. 3. Vers. S. 71. 1889. — La structure du cartilage articulaire des oiseaux. Annales et Bull. de la Soc. de med. d'Anvers 1889. — Recherches sur la structure de la substance fondamentale du tissu osseux. Arch. de Biol. 1889. — Apolant, H., Über Faserknorpel. Inaug.-Diss. 1889. — Dekhuyzen, M. C., Het hyaline Kraakbeen, Zijn betecknis en zijn groei. Nederl. Tijdsch. v. Geneeskunde. 2. deel. 1889. — Mörner, Chemische Studien über Trachealknorpel. Skandinavisches Archiv f. Physiol. Bd. 1, S. 216. 1889. — Kölliker, Hdb. der Gewebelehre. 1889. — Hansen, C. C., Undersøgelser over Bindevaevsgruppen. 1. Del. Den hyaline bruskgrundsubstans. København. 1890. — Apolant, H., Über Faserknorpel. Diss. 1890. — Czermak, Bau und Entwicklung des Knorpelgewebes. Inaug.-Diss. 1890. (Russisch.) — Spuler, A., Beitrag zur Histogenese des Mesenchyms. Verh Anat. Ges. 13. Vers. Tübingen. S. 13. — Pansini, S., Sulla constituzione della cartilagine e sulla origine delle fibre elastiche nella cartilagine reticolata od. elastica. Giornale dell' Assoc. Napolitana dei medici e naturalisti T 2 1891. p. 37. — Pichardt, Über die chemischen Bestandteile des Hyalinknorpels. Berlin 1891. 8°. Inaug.-Diss. — Wolters, M., Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Zur Richtigstellung. A. für mikr. Anat. Bd. 37, Heft 3, S. 492. 1891. — Schenk, S. L, Grundrifs der normalen Histologie des Menschen. 1891. 2. Aufl. — Siereking, H., Beiträge zur Kenntnis des Wachstums und der Degeneration des Knorpels nach Beobachtungen am Kaninchen- und Mäuseohr. Inaug.-Diss. 1891. — Tenderich, H., Untersuchungen über die Struktur des normalen und des pathologisch veränderten Knorpels. Greifswald 1892. 8°. Inaug.-Diss. — Untersuchungen über genetische und biologische Verhältnisse der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. A. f. path Anat. Bd. 131, Heft 2. 1893. — Vejnar, J., Ein methodischer Beitrag zum Studium der Bewegungsvorgänge in den Knorpelzellen. Allg. Wiener med. Z. Jg. 37. Nr. 19, S. 208. 1892. — Heller, J., Beiträge zur Histogenese der elastischen Fasern im Netzknorpel und Ligamentum nuchae. Monatsschr. f. prakt. Dermatologie. Bd. 14, Nr. 6, S. 217—237. 1892. — Solger, Über Rückbildungserscheinungen im Gewebe des hyalinen Knorpels. A. f. mikr. Anat. Bd. 42, Heft 4. 1893. — Spuler, Über den Bau und Entwicklung des elastischen Netzknorpels. Sitzgsber. d. Phys. med. Gesellschaft zu Erlangen, Heft 27, S. 88. 1895/96. — Mörner, C. Th., Einige Beobachtungen über die Verbreitung der Chondroitinschwefelsäure. Z. f. physiol. Chemie. Bd. 20. 1895. — Lionti, G., Sulla

struttura della cartilagine jalina fetale et adneta. Riforma med., Anno 11, Nr. 153. 1895. — Terrazas, Rivista trimestral micrograf. Madrid. Vol. 1, p. 161, Anm. 1896. — Schaffer, J., Knorpelgewebe. Jahresber. Fortschr. Anat. Entwicklungsgesch. N. F. Bd. 2, S. 142. 1896. — Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. A. f. mikr. Anat. Bd. 50, S. 170. 1897. — Braun, H., Untersuchungen über den Bau der Synovialmembran und Gelenkknorpel usw. Deutsche Z. für Chirurgie. Bd. 39, Heft 1/2, S. 35–86. — Sacerdotti, Sul grasso delle cartilagini. Gazz. Med. Torino, Nr. 49, p. 97. 1898. — Böhm und von Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 1898. — Moll, A., Zur Histochemie des Knorpels. Zentralbl. Physiol. Bd. 73, S. 225. 1899. — Cannieu et Lafitte-Dupont, Des cartilages et fibrocartilages articulaires. Consid. anat. Ann. Méd. Chir. Bordeaux. 1899. — Hansen, Fr. C., Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Verh. Anat. Ges. 13. Vers. Tübingen 1899. S. 13. — Retterer, E., Structure et évolution du cartilage transitoire. C. R. Soc. Biol. Paris. 11. Ser. p. 472. 1899. — Des voies d'absorption du cartilage. Ibidem p. 481. — Sur le développement des canaux vasculaires dans le cartilage p. 612. — Transformation de la cellule cartilagineuse en tissu conjonctif réticulé. Ibidem p. 904. — Spécifité et transformation cellulaires. Ibidem p. 655. — Evolution du cartilage transitoire. Journ. l'anat. et physiol. Annal. 35, p. 467. 1899 (1900?). — Szymonowicz, Lehrbuch der Histologie. 1901. — Ellenberger und Günther, Grundrifs der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 1901. — Volpino, G., Del pericondrio e di altre membrane fibrose. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 20, Heft 1/3, S. 91. 1902. — Studnička, F. K., Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte, Abt. 1, Heft 67, Bd. 21, Heft 2. 1903. — Einige Bemerkungen zu dem Aufsatze O. V. Srdinkos: „Beitrag zur Histologie und Histogenie des Knorpelgewebes". Anat. Anz., Bd. 23, Nr. 4/5. 1903. — Rudloff, P., Zur Histologie des Tubenknorpels. Monatsschr. f. Ohrenheilkde., Jg. 37, Nr. 5, S. 188. — Schaffer, Jos., Knorpelkapseln und Chondrinballen. Anat. Anz. Bd. 23, Nr. 20/21. 1903. — Srdinko, O. V., Erwiderung auf F. K. Studničkas Kritik bezüglich meiner Knorpelarbeiten. Anat. Anz. Bd. 23, Nr. 14/15, S 395. — Studnička, Noch einmal die Knorpelarbeiten C. V. Srdinkos. Anat. Anz. Bd. 23, Nr. 20/21, S. 195 u. 541. 1903. — Morawitz, P., Zur Kenntnis der Knorpelkapseln und Chondrinballen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 60, S. 66. 1902. — Pensa, A., Observations sur la structure cartilagineuses. C. R. de l'Assioc. des Anat. Lyon. III, p. 185. — Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanzen. Z. f. wiss. Zool. 1901. — Über Knorpelbildung an den Beugesehnen der Vögel. Zentralbl. Physiol. Bd. 16, S. 118. 1902. — Mall, Fr., The developpment of the connective tissues from the connective tissue syncytium. Amer. Journ. Anat. V. I. p. 329. — Teuffel, E., Zur Entwicklung der elastischen Fasern in der Lunge des Fötus und der Neugeborenen. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. S. 377. 1902. — v. Srdinko, O., Studie a histologii a histogenesi chruparky I. Rozpravy České Akad. Cisaře Frant. Joss. II. třida, rěc. X. Čis. 27 und Anat. Anz. Bd. 22, Nr. 21/22, S. 437. 1903. — Fibich, R., Beitrag zur Kenntnis der Histologie des hyalinen Knorpels. Anat. Anz. Bd. 24. 1903. — Lesbre, Éléments d'Histologie et de Technique Microscopique. 1903. — Stöhr, Lehrbuch der Histologie. 1905.

V. Das Knochengewebe.

Das Knochengewebe ist härter, fester und weniger elastisch als das Knorpelgewebe und bildet den Hauptbestandteil der Knochen.

Bau. Es besteht aus den Knochenzellen und der Grundsubstanz, welche durch einen starken Gehalt an Kalksalzen ausgezeichnet ist und dem Gewebe die grofse Festigkeit verschafft.

Das Knochengewebe tritt uns in zwei Formen entgegen, 1. als feste, kompakte Masse mit dichter Aneinanderlagerung der Gewebsteile, Substantia ossium compacta, und 2. als lockeres, maschiges, schwammiges Gewebe mit Bälkchen und Plättchen und dazwischengelegenen Hohlräumen, Substantia ossium spongiosa. Erstere ist gleichsam dicht gelagerte, zusammengedrängte Spongiosa. Letztere nennt man Substantia cellularis, wenn die Hohlräume

größer sind, und Substantia reticularis, wenn die Räume kleiner sind.

Die **Knochenzellen** sind sternförmig verästelte Elemente mit zahlreichen, protoplasmatischen Ausläufern, welche bei jugendlichen Tieren mit den Ausläufern anderer Knochenzellen anastomosieren und in ihrer Gesamtheit ein kontinuierliches protoplasmatisches Netzwerk bilden. Der helle körnchenfreie Protoplasmakörper ist abgeplattet, besitzt höchstwahrscheinlich eine Membran, welche schwer nachweisbar ist, und im Innern einen länglichrunden Kern. Die Zellen liegen in linsenförmigen Höhlen der Grundsubstanz, passen sich in ihrer Gestalt diesen Höhlen an, füllen sie aber im fertigen Knochen nicht ganz aus, sondern werden von einer lymphatischen Flüssigkeit umspült. Im älteren Knochengewebe verlieren die Zellen den Kern und die Ausläufer, sie werden zackig, eckig, schließlich rundlich und spindelförmig und verfallen der fettigen Degeneration. Durch Resorption des Fettes wird die Knochenhöhle leer oder sie läßt eine körnige Masse als Inhalt erkennen, wie vor allem durch die Untersuchungen von Ebners nachgewiesen worden ist.

Jedenfalls degenerieren die Zellkörper, welche offenbar die Bestimmung haben, Knochen zu bilden, nachdem sie ihrer Bestimmung genügt haben. Sie erhalten sich um die Gefäßkanäle des Knochens herum infolge der besseren Ernährungsverhältnisse (Broesike).

Die **Grundsubstanz** besteht zur Hauptsache aus leimgebenden, nicht verkalkten, zu Bündeln vereinigten Fibrillen, den Knochenfibrillen (faserige Grundsubstanz) und einer nur in geringer Menge vorhandenen gleichartigen Kittsubstanz (homogene Grundsubstanz), welche die Fibrillenbündel zu Lamellen und diese untereinander vereinigt. Die Lamellen sind 3 bis 12, im Mittel 3 bis 5 μ dick. Die strukturlose Grundsubstanz, welche zwischen den Fasern in geringer, zwischen den Bündeln und Lamellen in größerer Menge vorhanden ist, ist vor allem der Träger der Kalksalze (phosphorsaurer und kohlensaurer Kalk, phosphorsaure Magnesia und Fluorkalzium). Daß neben ihr eine aus Fasern bestehende Grundsubstanz vorkommt, hat zuerst Sharpey, später von Ebner nachgewiesen.

In den Lamellen verbinden sich die zarten Fibrillenbündel, welche nach Matschinsky verschieden, aber nicht über 1 μ dick sind, durch spitzwinklige Anostomosen zu einer dicht gewebten Platte. Die Bündel verlaufen meist parallel und wellenartig. Die Lamellen stehen untereinander durch ebensolche Fibrillenbündel in Verbindung. In zwei nebeneinanderliegenden Lamellen verlaufen die Fasern in zwei zueinander senkrechten Richtungen, oder sie kreuzen sich in spitzem Winkel; selten haben sie eine übereinstimmende Richtung. Im ersteren Falle ist die lamellenartige Anordnung deutlich, im letzteren Falle undeutlich ausgeprägt. Die durch die Anastomosierung der Fibrillenbündel entstehenden rhomboiden Zwischenräume dienen den Knochenkanälchen zum Durchtritt. Es lassen sich primäre und sekundäre Knochenlamellen (mehrere Lamellen mit gleicher Faserrichtung) unterscheiden. Gleichlaufende Lamellen bilden Lamellengruppen (Lamellensysteme). Dieselben sind durch Kittsubstanz (Kittlinien v. Ebner) gegenseitig abgegrenzt.

Dieses aus feinen Fibrillenbündeln bestehende Knochengewebe von deutlich lamellösem Bau wird auch feinfaserige Knochensubstanz

genannt, zum Unterschied von der grobfaserigen Knochensubstanz, die entweder keine oder sehr undeutliche Lamellen aufweist. Die erstere ist die vorwiegende im ausgebildeten Knochen, welcher nur an den Nähten und den Insertionsstellen der Sehnen grobfaserige Grundsubstanz besitzt. Die letztere kommt beim Fötus durchgehends und bei jungen Individuen an den Röhrenknochen vor.

v. Ebner hält die Lamellen für den optischen Ausdruck einer verschiedenen Verlaufsrichtung der Knochenfibrillen. Andere meinen, die Lamellierung entsteht infolge schichtweisen Knochenwachstums. Kapsammer hält den lamellösen Bau für eine spätere Differenzierung des Gewebes.

Auch zahlreiche elastische Fasern sind im Knochengewebe vorhanden, und zwar in den äufseren Partien der Knochen, den äufseren Grundlamellen und anstofsenden Schaltlamellen, besonders wo die letzteren von Gefäfskanälen durchbohrt werden. Sie finden sich auch innerhalb der **Sharpeyschen Fasern.** Diese, benannt nach dem Entdecker Sharpey (1856), stellen grobverflochtene, verkalkte und unverkalkte Fibrillenbündel dar, welche sich ebenfalls in dem Gewebe der peripheren Knochenteile sowohl des Embryos wie der Tiere jeden Alters vorfinden. Die Sharpeyschen Fasern werden, weil sie die Knochenlamellen durchsetzen, auch durchbohrende (perforierende) Fasern genannt. Von einer Lamelle abbiegend verlaufen dieselben senkrecht oder schief zur Knochenoberfläche, also quer zu den Lamellen. Sie sind nach Müller und von Kölliker bis 3 mm lang, verschieden stark, liegen isoliert oder sind miteinander verbunden. Manche Fasern verästeln sich baumartig; die Zweige sind gegen die Knochenoberfläche gerichtet. Die feinsten Fasern ähneln den Knochenkanälchen, sind nicht verkalkt und kommen am zahlreichsten vor. Die dicken Fasern treten an manchen Stellen so gehäuft auf, dafs sie förmliche Nester bilden und die übrige Knochensubstanz bis auf einige Knochenhöhlen vollständig verdrängen. In den stärkeren Bündeln sind ebenfalls neben verkalkten unverkalkte Elemente und, wie oben bereits erwähnt, auch elastische Fasern vorhanden. v. Ebner nennt die Sharpeyschen Fasern grobverflochtene Bündel leimgebender Knochenfibrillen.

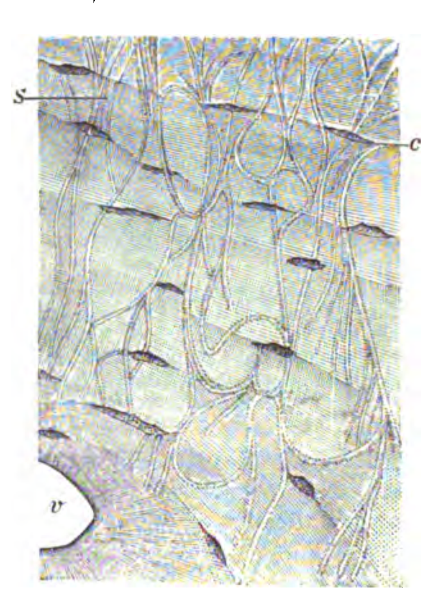


Fig. 25. Querschnitt durch das entkalkte Stirnbein eines Hundes.
s) Sharpeysche Fasern, c) Knochenhöhlen, v) Querschnitt eines Haversschen Kanälchens. Vergr. 400 (Ranvier).

Die in der Grundsubstanz enthaltenen, die Knochenzellen einschliefsenden, mikroskopisch kleinen, länglich runden, abgeplatteten, mandelförmigen Hohlräume heifsen **Knochenhöhlen** (Knochenlakunen), Lacunae ossium. Sie sind sehr zahlreich vorhanden und besonders bei jungen Tieren dicht zusammengelagert. Bald folgen sie sich in regel-

mäfsigen Abständen, bald sind sie regellos angeordnet. Zwischen den Lamellen gelegen verläuft ihre Längsachse in der Richtung der Lamellen, in der spongiösen Substanz in derjenigen der Bälkchen. Mit den Flächen sind sie den Markräumen zugewendet und im Durchschnitt 37 μ lang, 10 μ breit und 6 μ dick.

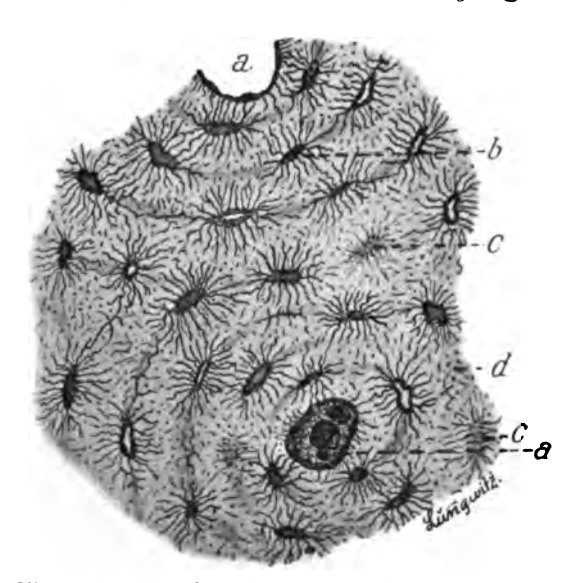


Fig. 26. Knochenschliff vom Metacarpus des Pferdes, quer, mit zwei Haversschen Systemen. *a*) Haverssche Kanäle, *b*) Knochenhöhle mit Knochenkanälchen, *c*) durchscheinende Knochenhöhle, *d*) querdurchschnittene Knochenkanälchen. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

G. H. Mayer behauptet zuerst die Knochenzellen gesehen zu haben; nach ihm spricht Donders von ihnen. Virchow stellte die Knochenhöhlen, indem er sie durch Entkalkung isolierte, zuerst dar und nannte sie Knochenkörperchen. Rouget und Neumann zeigten, dafs das Virchowsche Knochenkörperchen lediglich die die Knochenhöhle zunächst begrenzende Knochensubstanz ist.

An Querschnitten haben die Knochenhöhlen meist eine runde bis ovale, seltener eine langgestreckte Form, wie sie bei Längsschnitten vorherrscht.

Von den Knochenhöhlen gehen zahlreiche feine Kanälchen ab, die **Knochenkanälchen,** Canaliculi ossium. Dieselben erstrecken sich an querdurchschnittenen Höhlen und dann, wenn man letztere von der Fläche her betrachtet (Fig. 27), strahlenartig nach allen Richtungen; an Längsschnitten von der schmalen Seite her gesehen (Fig. 28) zeigen die



Fig. 27. Knochenhöhle mit Knochenkanälchen, von der Fläche gesehen.



Fig. 28. Knochenhöhle mit Knochenkanälchen.

Die Punkte innerhalb der Knochenhöhlen sind die Einmündungsstellen der Kanälchen. Starke Vergröfserung.

von den beiden Längsseiten abgehenden Kanälchen einen mehr gleichartigen Verlauf. Die meisten Kanälchen ziehen in Windungen durch die Grundsubstanz, machen Knickungen und verästeln sich. Die Verästelung,

welche oft mit einem Hirschgeweih sich vergleichen läfst, ist in der Regel am stärksten ausgebildet bei den von den beiden Polen der Höhle abgehenden Kanälchen.

Durch die Knochenkanälchen stehen die Knochenhöhlen untereinander in Verbindung. Die Kanälchen enthalten aufser den Zellfortsätzen (in jungem Knochengewebe) Lymphe. Ihre Wandung wird wie diejenige der Höhlen aus einer besonders widerstandsfähigen, dichteren Schicht von Grundsubstanz gebildet (Rouget, Neumann).

Die letztere besteht nach Broesike aus einer Keratinsubstanz (Osseokeratin), weshalb er jene Wandungen auch Keratinscheiden nennt.

Zum Zwecke des Durchtritts der Knochenkanälchen gehen die Fibrillen der Grundsubstanz stellenweise auseinander und bilden rhomboide Zwischenräume (von Ebner, Matschinsky).

Das Knochengewebe der herbivoren Säugetiere ist reicher an kohlensaurem Kalk als dasjenige der fleischfressenden.
Bei den **Vögeln** ist es besonders reich an Kalksalzen.

Chemische Eigenschaften. Zur Hauptsache besteht das Knochengewebe aus anorganischen, zum geringeren Teile aus organischen Stoffen. Durch Säuren werden ihm die anorganischen Bestandteile, welche ca. 66 Prozent ausmachen, entzogen. Dadurch wird das Gewebe biegsam, elastisch und schneidbar. Wegen dieser knorpelartigen Beschaffenheit nennt man die gelbliche Masse Knochenknorpel. Dieser wandelt sich beim Kochen in Wasser zu Leim (Knochenleim) um. Durch Ausglühen und beim Verwittern verliert das Knochengewebe die organischen Bestandteile, und die Erdsalze bleiben zurück, das Gewebe wird brüchig. Bei beiden Prozessen behält es seine Form.

Entwicklung. Das Knochengewebe entwickelt sich aus rundlichen Bindegewebszellen, welche sich unter Ausscheidung einer Grundsubstanz lebhaft vermehren. Die Zellen werden Osteoblasten, Knochenbildner, genannt (s. Fig. 30). Ihr Produkt, die Grundsubstanz, umschliefst sie, und damit werden die Osteoblasten zu Knochenzellen. Während sich die Verbindung der zu einer Reihe angeordneten, der Grundsubstanz anliegenden Osteoblasten einerseits und derjenigen innerhalb der Grundsubstanz unweit der erstgenannten gelegenen durch Fortsätze genau verfolgen läfst, fehlen scheinbar den tiefer liegenden Zellen anfänglich die Ausläufer. Matschinsky glaubt, dafs sich die Knochenkanälchen, und damit die Zellanastomosen etwas später als die Grundsubstanz bilden, und gleichsam in diese hineinwachsen. Spuler dahingegen hält es für erwiesen, dafs von vornherein die Osteoblasten untereinander in Verbindung stehen.



Fig. 29. Knochenzellen. a) schematisch, b) halb mit Knochensubstanz umgeben, c) in einer Knochenhöhle (Frey).

In die Grundsubstanz werden Bindegewebsbündel des osteoblastischen Gewebes mit eingeschlossen. Daher kommt es, dafs in ihr frühzeitig Fasern sichtbar sind. Durch Einlagerung von Kalksalzen wird die Grundsubstanz hart und fest.

Die Art und Weise, wie die Grundsubstanz aus dem Protoplasma der Bildungszellen entsteht, ist noch nicht vollständig geklärt. Gegenbaur und Landois glauben, dafs die Osteoblasten die Knochensubstanz sezernieren, Waldeyer, dafs der ganze Osteoblast zu Knochensubstanz sklerosiert. Nach Spuler bilden die Osteoblasten bezw. Bindegewebszellen intrazellulär kollagene Fibrillen, zwischen welche eine muköide Kittsubstanz eingelagert wird, welche verkalkt. Nach Hansen bildet das Kollagen an der Oberfläche der Osteoblasten feinere und dickere kurze, starre, leicht gebogene, zugespitzte Fibrillen, welche unregelmäfsig angeordnet sind und einen „Kollagenfilz“ darstellen, in welchem fortwährend Umlagerungen vor sich gehen.

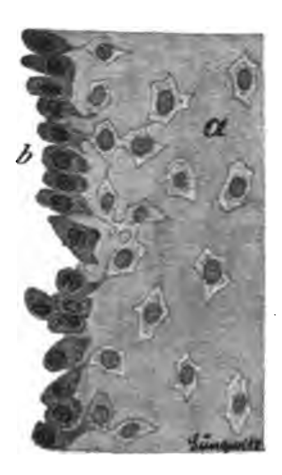


Fig. 30. Ein Stück Diaphyse vom Schweinsembryo, die Bildung des Knochengewebes durch Osteoblasten zeigend. *a*) Knochengrundsubstanz zwischen den Knochenhöhlen, in denen die Knochenzellen sichtbar sind. *b*) Osteoblasten. Vergr. Zeifs. 1/12 Oc. 4.

Wie er, so nimmt auch Kapsammer an, dafs nicht allein die Osteoblasten Knochensubstanz bilden. Nach Retterer bleibt vor der Umwandlung der sternförmigen Zellen des Periostes zu Osteoblasten deren Rindenschicht deutlich fibrillär. In der Peripherie der Osteoblasten entsteht das erste Knochenbälkchen. Es ist zwei benachbarten Zellen gemeinsam und besteht aus dicht zusammengedrängten Fibrillen. In dem Mafse, als das Rindengewebe der Zelle verknöchert, entsteht zwischen dieser und dem Zelleibe neues Hyaloplasma, welches wieder Knochensubstanz bildet. Auf diese Weise müssen im älteren Knochen die Zellen weiter auseinander liegen als im embryonalen. Ebenso wie das Zellprotoplasma mit dem Kern, so besitzen auch die Fortsätze der Knochenkörperchen eine Hülle von Hyaloplasma.

Das Knochengewebe bildet auch einen Bestandteil der **Zähne,** und zwar die **Zementsubstanz** derselben. Dieselbe ist reich an Sharpeyschen Fasern und arm an Gefäfskanälchen. Die Lamellen verlaufen parallel zur Zahnoberfläche und enthalten die Knochenhöhlen. Die Knochenkanälchen anastomosieren untereinander sowohl wie mit den Zahnkanälchen.

Die **Literatur** über das Knochengewebe befindet sich im nächstfolgenden Abschnitte.

VI. Das Zahnbeingewebe.

Das Dentin, die Hauptmasse des Zahnes, besteht, ähnlich wie das Knochengewebe, aus einer, kollagene Fibrillen in grofser Zahl enthaltenden, verkalkten Grundsubstanz und aus Zellen. Die Fibrillen sind nicht lammellär angeordnet. Die Zellen befinden sich in der dem Zahnkeime anliegenden Schicht des Zahnbeingewebes. Ihre zahlreichen dicht nebeneinander gelegenen Fortsätze gehen, in den feinen Zahnkanälchen der Grundsubstanz eingeschlossen, radiär gegen die Oberfläche des Zahnbeines. Die genaueren histologischen Verhältnisse dieses Gewebes sind in einem besonderen Kapitel „Die Zähne der Haussäugetiere“ beschrieben.

B. Die Bewegungsorgane im besonderen.

An dem Bewegungsapparate des tierischen Organismus unterscheidet man die aktiven Bewegungsorgane, die Muskeln, von den passiven, den Knochen.

Beide Organgruppen werden in ihrer Funktion von Hilfsorganen unterstützt, welche im folgenden mit besprochen werden sollen.

I. Die Knochen und ihre Verbindungsmittel.

Die Knochen bilden in ihrer Gesamtheit das Skelett. Die Hilfsorgane, welche mit an der Bildung teilnehmen, sind verschieden, je nachdem die Verbindung der Knochen untereinander durch Gelenke geschieht (Diarthrosis) oder eine ungelenkige ist (Synarthrosis).

1. Die Knochen.

An dem **Aufbau des Knochens** sind beteiligt Hartgebilde: Knochengewebe, und Weichteile: Knochenmark, Periost, Blutgefäfse, Lymphgefäfse und Nerven. Dazu kommt bei den meisten Knochen noch Knorpelgewebe. Den Hauptbestandteil bildet das **Knochengewebe.** Von demselben ist die kompakte und spongiöse Substanz in verschiedener Menge bei den einzelnen Knochen vertreten. Meist finden sich beide Arten an einem Knochen vor, und zwar entweder in gleicher Menge oder bald diese, bald jene in gröfserer Masse. Zuweilen besteht der ganze Knochen nur aus kompakter Substanz. Dies ist der Fall bei einzelnen Kopfknochen.

Bei den Röhrenknochen überwiegt an Menge in der Diaphyse die kompakte, in den Epiphysen aber wie bei den kurzen Knochen die spongiöse Substanz. Bei den platten Knochen ist die Stärke der festen Rindenmasse eine wechselnde.

Das feste Knochengewebe liegt, wenn beide Arten vorhanden sind, um das spongiöse herum, es bildet die Knochenrinde.

Innerhalb der Knochensubstanz befinden sich mikroskopische und makroskopische Hohlräume. Die ersteren sind die Knochenhöhlen mit den Knochenkanälchen. Sie kommen an allen Stellen des Knochens vor. Die mit blofsen Augen sichtbaren Hohlräume enthalten das Knochenmark. Hierzu zählen die Markhöhlen in den Röhrenknochen und die Markzellen in der spongiösen Knochensubstanz. Die gröfseren kanalartigen Hohlräume enthalten Gefäfse und Nerven.

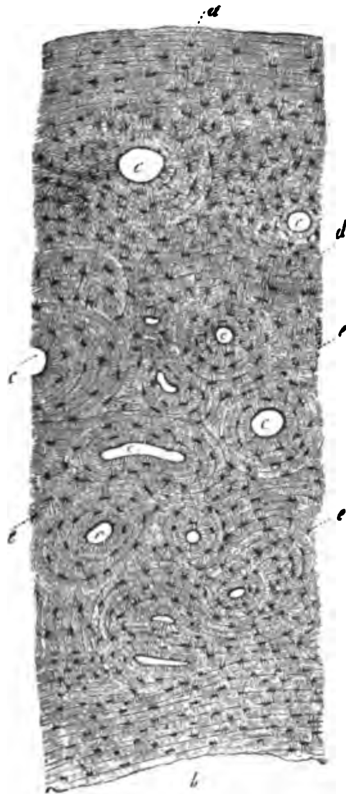


Fig. 31. Querschnitt eines Röhrenknochens.
a) äufsere, b) innere Oberfläche mit den äufseren und inneren Grundlamellen, c) Haverssche Kanäle mit den Speziallamellen, d) Schaltlamellen, e) Knochenhöhlen mit ihren Ausläufern. Vergr. 90 (v. Kölliker).

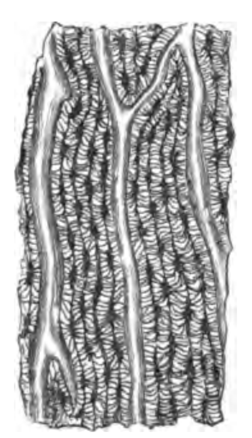


Fig. 32. Längsschnitt aus einem Oberarmknochen.

Die von den Knochenhöhlen nach allen Richtungen abgehenden zahlreichen Knochenkanälchen enden dort, wo dem Knochen Knorpel aufliegt, wo sich Sehnen und Bänder an denselben ansetzen, und teilweise auch an den Kittlinien vielfach blind, im übrigen aber, und das betrifft die meisten Kanälchen, verbinden sie sich mit denen benachbarter Knochenhöhlen, oder sie münden an der Oberfläche des Knochens, an den Gefäfskanälen und in den Markzellen der Spongiosa. Auf diese Weise kommt eine Verbindung zwischen sämtlichen Hohlräumen und Kanälen des Knochens zustande, das **Saftkanalsystem**, welches den ganzen Knochen durchzieht und in dem sich die den Knochen ernährende Flüssigkeit vorwärtsbewegt. An Längsschnitten der Knochenhöhlen sind die Mündungen der Kanälchen oft als dunkle Punkte sichtbar (s. Fig. 27 und 28).

Die Blutgefäfse führenden Gefäfskanälchen, Canaliculi vasculosi, auch **Haverssche Kanäle** genannt, durchziehen die kompakte Knochensubstanz fast an allen Stellen des Körpers, die spongiöse nur in den dickeren Bälkchen und Plättchen. Sie beginnen bezw. münden an der Oberfläche des Knochens und an den gröfseren Hohlräumen. Seltener enden sie blind an den Ansatzstellen mancher Bänder und Sehnen. Es sind enge Kanälchen von verschiedener Weite (10 bis über 100 μ). Ihr Verlauf in der Knochensubstanz ist ein ziemlich regelmäfsiger. In den platten Knochen gehen sie meist in gleichem Abstande von der Oberfläche strahlenartig von einem Punkte aus, bald mehr nach einer, bald nach verschiedenen Richtungen, seltener laufen sie hier untereinander parallel oder quer durch den Knochen durch. In den kurzen Knochen herrscht bezw. des Verlaufes der Gefäfskanälchen entweder die Richtung der Knochensäule, welche die betreffenden kurzen Knochen mit bilden helfen, oder die hierzu senkrechte Richtung vor. In den langen, besonders den Röhrenknochen verlaufen die Kanälchen in der Längsrichtung des Knochens und verbinden sich vielfach durch schräge Queranastomosen. Auf diese Weise bilden sie ein Netz von rechteckigen, verschoben-

viereckigen oder auch vieleckigen Maschen. Durch vorsichtiges Behandeln mit Salzsäure lassen sich die Wandungen der Haversschen Kanäle darstellen.

Die Gefäßskanälchen mit regelmäßsiger Lamellenanordnung um sie herum werden als echte Haverssche Kanäle bezeichnet. Diejenigen, welche nicht von eigenen konzentrischen Lamellensystemen umgeben sind, aber ebenfalls sich verzweigen und miteinander sowohl wie mit den Haversschen Kanälen anastomosieren, hat v. Kölliker die Volkmannschen Kanäle genannt. Sie verlaufen, von der Aufsenfläche des Knochens kommend, quer durch die Lamellen und unregelmäßsig, verbinden sich mit den Haversschen Kanälen und münden an der inneren Oberfläche der kompakten Knochensubstanz. Sie führen die sogenannten perforierenden Gefäfse (v. Ebner).

Die **Grundsubstanz** zeigt an den meisten Skeletteilen **lamellenartige Anordnung.** Es lassen sich äufsere und innere Grundlamellen, die Lamellen der Haversschen Kanäle und interstitielle Lamellen unterscheiden. Die äufseren Grundlamellen liegen an der Peripherie des Knochens unter dem Periost. Sie verlaufen zur Oberfläche desselben parallel. In derselben Weise verhalten sich die inneren Grundlamellen zur inneren Oberfläche des Knochens; sie begrenzen die Markhöhle. Die Lamellen der Haversschen Kanäle umgeben die letzteren zylinderartig, werden Speziallamellen genannt und bilden die Haversschen Lamellensysteme. Auf einem quer zum Gefäfskanale geführten Schnitte treten diese Lamellen als konzentrische Ringe um den Kanal herum auf. Sie werden an den verschiedenen Stellen in verschiedener Mächtigkeit angetroffen. Auch können mehrere Haverssche Kanäle ein gemeinsames Lamellensystem haben (zusammengesetztes Lamellensystem). Die zwischen den genannten Systemen gelegenen Lamellen sind die Schalt- oder interstitiellen Lamellen. Diese verlaufen entweder gleichfalls parallel zueinander, oder sie liegen unregelmäfsig.

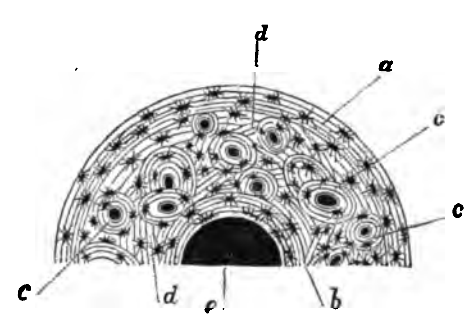


Fig. 33. Schema der Hälfte des Querschnittes eines Röhrenknochens.
a) Äufsere Grundlamellen, *b*) innere Grundlamellen, *c*) Speziallamellen, *d*) Schaltlamellen, *e*) Markhöhle. (Ellenberger.)

Die Anordnung der Lamellen läfst sich recht schön an den Diaphysen der Röhrenknochen verfolgen (Fig. 33), wo die inneren Grundlamellen die Markhöhle zunächst umgeben. Sobald aber eine nur dünne Knochenrinde spongiöse Substanz umgibt, wie bei den platten Knochen und den Apophysen der Röhrenknochen, dann fehlen die inneren Grundlamellen meist, und die Zahl der Haversschen Systeme ist eine geringere. An den schwachen und flachen Schädelknochen werden hier und da überhaupt nur Haverssche und Speziallamellen beobachtet.

Die **Knochenfasern** (Fibrillenbündel), aus denen sich die Lamellen zusammensetzen, verlaufen bei den einzelnen Lamellensystemen in verschiedener Richtung. Sie treffen sich rechtwinklig oder schief, dann

aber sind sie auch unregelmäfsig zueinander gelagert. Auf diese Weise erklärt es sich, dafs die Lamellendurchschnitte streifig und punktiert erscheinen.

Die **Knochenhöhlen** liegen mit ihrem Längsdurchmesser meist in der Richtung der Lamellen, die von den Knochenkanälchen durchbohrt werden. In der spongiösen Substanz pafst sich ihre Lagerung der Richtung der Bälkchen derart an, dafs die Flächen der Höhlen den Markzellen zugewendet sind.

Die **Sharpeyschen Fasern,** die bis jetzt mit Ausnahme der inneren Grundlamellen in allen übrigen Lamellengruppen und in grofser Menge auch in der lamellenfreien Knochensubstanz gefunden worden sind, werden in den Knochen jeden Alters angetroffen. Knochen mit Sharpeyschen Fasern nennt man auch lamellöse Faserknochen.

Die **Spongiosa** ist um so gröber, je kleiner das Tier ist. Feinheit und Dichte ihrer Elemente nehmen ferner mit dem Alter ab. Ihre Knochenbälkchen und -plättchen sind gesetzmäfsig angeordnet. Die Anordnung ist der mechanischen Inanspruchnahme angepafst. Auf diese Weise verfügt jeder Knochen über eine bestimmte Architektur.

2. Das Knochenmark.

Das Knochenmark kommt als ein weiches, durchscheinendes, Gefäfse und Nerven führendes Gewebe in den gröfseren Hohlräumen der Knochen, den axialen Höhlen der Röhrenknochen, den Markräumen der spongiösen Substanz und in den gröfseren Haversschen Kanälen vor, und zwar in zwei Formen, als rotes und gelbes Mark.

Das **rote Mark,** Medulla ossium rubra, wegen seiner äufserlichen Ähnlicheit mit der Milzpulpa, auch splenoides Mark, weniger zutreffend auch lymphoides Mark genannt, kommt in den platten Knochen, den Wirbeln, der Schädelbasis, dem Brustbeine, den Rippen, den Epiphysen der Röhrenknochen Erwachsener und in allen Knochen fötaler und jugendlicher Tiere vor.

Das **gelbe Mark,** Medulla ossium flava, findet sich in den zentralen Höhlen der Diaphysen der Röhrenknochen und in den kurzen Knochen der Gliedmafsen. Es besteht in der Hauptsache aus Fettzellen, welche die gelbe Farbe verursachen, und heifst daher auch Fettmark. Aufser in den Bindegewebszellen tritt das Fett auch in den freien Markzellen auf.

Bei gröfserem Reichtum an Blutgefäfsen erscheint das Fettmark, in welchem die Markzellen in verhältnismäfsig geringer Zahl vorhanden sind, rotgelb.

Das rotgelbe Mark der spongiösen Knochensubstanz, welches neben den Fettzellen in gröfserer Menge Markzellen enthält, wird auch gemischtes Mark genannt.

Bei älteren und abgemagerten Tieren schwindet das Fett zum Teil aus den Zellen und wird durch eine schleimhaltige Masse ersetzt. Wegen seiner gallertartigen Beschaffenheit bezeichnet man dann das Mark als **Gallertmark.**

Beim Verhungern ist das Knochenmark nahe oder ganz des Fettes beraubt.

Der überwiegende Bestandteil des Knochenmarks sind Zellen, welche in sehr verschiedener Form und Gröfse und verschiedener innerlicher Beschaffenheit darin enthalten sind. Viele von ihnen sind Vorstufen der

im Blute enthaltenen Zellen. Das Knochenmark ist ein blutbildendes Organ und steht als solches an erster Stelle. Es behält seine blutbildende Funktion während des ganzen Lebens bei. (Neumann 1868.)

Die Menge der Zellen ist am Ende des Fötallebens und bei der Geburt am gröfsten. Sie verringert sich danach bis zu einer gewissen stillstehenden Grenze.

Bau. Das Knochenmark setzt sich zusammen aus Bindegewebe, Fett, einer hellen, gelblichen Flüssigkeit und aus Zellen.

Das Bindegewebe, dessen Menge eine verschiedene ist, bildet gleichsam die Grundlage für das Mark. In Gestalt eines zarten Retikulums (retikuläres Bindegewebe) mit sternförmigen, anastomosierenden Bindegewebszellen dient es den Gefäfsen und Nerven als Stützapparat. Die Bindegewebszellen enthalten oft mehrere Kerne (Hoyer, Stravinsky, Rindfleisch). An der Oberfläche in den weiten Markräumen der Diaphysen der Röhrenknochen hat sich dasselbe zu einer dünnen,

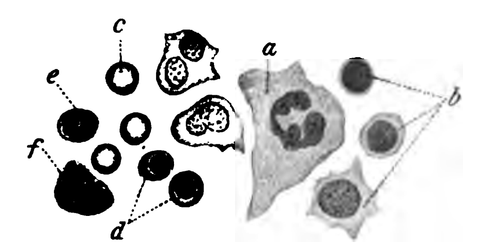


Fig. 34. Zellen des Knochenmarks.
a) Riesenzelle, *b*) leukocytäre Markzellen, *c*) rote Blutkörperchen, *d*) Hämatoblasten, *e*) Hämatoblasten in Teilung, *f*) granulierte leukocytäre Zelle.
(Ellenberger-Günther.)



Fig. 35.
Acidophile Leukocyten.
1. vom Pferd, 2. vom Rind, 3. vom Schwein.
(Nach Zietzschmann.)

häutigen Auskleidung, zu der Markhaut, Membrana medullaris, verdichtet. Man bezeichnet die letztere wohl auch als die innere Beinhaut, das Endost. Dasselbe steht an den Gefäfslöchern mit der äufseren Beinhaut, dem Periost, in Verbindung.

Die Fettzellen sind meist nicht durch Bindegewebe zu Träubchen vereinigt, sondern einfach nebeneinander gelagert. Im gelben Mark bilden sie bis zu 96 Prozent der ganzen Markmasse. Im roten Mark dahingegen kommen sie nur spärlich eingestreut vor.

Die **Markzellen** machen die Hauptmasse des roten Markes aus. Insofern, als dieselben die Vorstufen der farblosen und roten Blutkörperchen darstellen, lassen sie sich unterscheiden in Leukoblasten und Erythroblasten.

Die leukocytären Zellen sind sowohl mononukleäre, mit grofsem bläschenförmigen Kerne versehene, als auch polynukleäre Zellen mit fein und grob granuliertem Protoplasma, schliefslich auch körnchenfreie Zellen. Die granulierten farblosen Blutzellen bilden eine Hauptgruppe der Markzellen. Ehrlich hat dieselben nach dem Verhalten ihrer Granula zu Anilinfarbstoffen in α-, β-, γ-, δ- und ε-Granulationen oder in acidophile (eosinophile), amphophile, grobkörnige basophile, feinkörnige

basophile und neutrophile Leukocyten eingeteilt. Von diesen kommen die γ-Granulationen, die basophilen Mastzellen, am geringsten an Zahl vor. Die mono- oder polynukleären Zellen mit groben acidophilen Körnern sind ebenfalls nicht zahlreich vertreten. In grofser Menge sind die mononukleären Zellen mit feiner neutrophiler Granulation, die Myelocyten, vorhanden, die Vorstufen der im Blute zirkulierenden polynukleären Leukocyten. Ihrer Natur nach werden die Granula als Eiweifskörper aufgefafst.

Bei den verschiedenen Säugetieren lassen die granulierten Zellen einer und derselben Gruppe Unterschiede erkennen (Fig. 35). Zietzschmann fand die zahlreichen Granula der eosinophilen Zellen am gröfsten beim Pferde, etwas kleiner beim Hunde, dann folgte der Esel, das Schwein; beim Rind, Schafe, bei der Ziege und bei der Katze waren sie am feinsten. Hierbei ist jedoch zu beachten, dafs bei gleichwertigen eosinophilen Zellen Unterschiede bezüglich der Gröfse, Zahl, Form, Gruppierung und Lichtbrechung der Granula bei verschiedenen Zellindividuen sowohl wie innerhalb ein und derselben Zelle bestehen (Arnold, Hesse). Da sich aufserdem im Marke leukocytäre Zellen finden, deren morphologisch-gleichartige Granula eine verschiedene mikro-chemische Reaktion zeigen, so wollen verschiedene Autoren diese Leukocyten einheitlich aufgefafst wissen. Vermutlich hängt die Anpassung der Granula an den Farbstoff von dem funktionellen Verhalten der Leukocyten ab.

Die Erythroblasten sind Vorstufen, die Mutterzellen, der roten Blutkörperchen. Es sind Kugelzellen mit einem Kern in einem homogenen, hämoglobinhaltigen Protoplasma (Hämatoblasten, Rindfleisch). (Fig. 34 d und e.) Die kernhaltigen, roten Blutzellen finden sich im Knochenmarke als kleine Normoblasten und als grofse Megaloblasten; unter beiden Arten sind solche mit grofsen und mit kleinen Kernen. An den Kernen beobachtet man verschiedene Stadien der Mitose. Auch untergehende Kerne trifft man an. Garmaschew unterscheidet zwei Arten von kernhaltigen, roten Blutzellen, 1. solche mit lebhaft sich färbendem chromatischen Kern und 2. solche mit blafsgefärbtem Kern und netzförmiger Anordnung seiner Chromatinfäden. Der Hämoglobingehalt der Zellen ist ein sehr verschiedener. Zellen mit wenig Hämoglobin sind schwer von farblosen Blutzellen zu unterscheiden.



Fig. 36. Ostoklasten.
Vergr. Zeifs. D. Oc. 2.

Aufserdem enthält das rote Mark unregelmäfsig gestaltete Riesenzellen, umgewandelte Leukocyten mit verschieden gestaltetem Kerne. Derselbe ist bald grofs und am Rande gelappt, bald besteht er aus Teilstückchen, welche entweder frei im Protoplasma liegen oder durch Fäden miteinander verbunden sind. Die Zellen nennt man Megakaryocyten (Fig. 34 a). Dieselben schliefsen zuweilen einen Leukocyt ein. Sie kommen am häufigsten im ersten Jahre nach der Geburt vor, und zwar nur bei den Säugetieren. Sie fehlen den anderen Wirbeltieren, besonders auch den Vögeln.

Von diesen im Mark zerstreut liegenden Zellen sind diejenigen Riesenzellen verschieden, welche in der Nähe des Knochengewebes beobachtet werden und eine sehr unregelmäfsige, mehr abgeplattete als kugelige Form besitzen. Vielfach ist ihr Zelleib gezackt und mit Fortsätzen versehen. Ihr feinkörniges Protoplasma schliefst in der Regel

mehrere, ja viele (bis 60) runde bis länglichrunde Kerne ein (Fig. 36), welche gruppenweise beisammen oder zerstreut im Protoplasma liegen. Es sind dies die Ostoklasten (Myeloplaxen).

Schliefslich befinden sich im roten Mark noch Zellübergangsformen, freie Kerne und körnige Protoplasmahaufen mit einer gröfseren Anzahl von Körnern.

In den Megakaryocyten verschiedener Haussäugetiere, dann auch in vielen Markzellen hat Retzius intrazelluläre Kanälchen, erfüllt von homogener Substanz, beobachtet, welche er für Sekretionsgänge hält. Heidenhain stellte an ihnen einen geschichteten Bau fest.

Das **Gallertmark** besteht zur Hauptsache aus einer homogenen, durchsichtigen, Mucinreaktion gebenden Grundsubstanz, welche von einem zarten Gerüst sternförmiger Zellen, indem sich diese mit ihren Ausläufern verbinden, durchflochten wird. Die mattglänzenden Zellen treten auch an die Blutgefäfse heran. In der schleimigen Grundsubstanz liegen vereinzelt leukocytäre Zellen.

3. Das Periost (Knochenhaut, Beinhaut).

Das **Periost** umgibt bezw. überzieht als eine feste, verschieden dicke, dehnbare, gefäfsreiche, fibröse Bindegewebshaut den Knochen an der Oberfläche mit Ausnahme weniger Stellen (z. B. an den mit Knorpel überzogenen Knochenteilen). Diese mattweise, oft sehnenartig glänzende Haut ist am stärksten an den Insertionsstellen der Bänder und Sehnen, deren Verbindung mit den Knochen sie vermittelt. Gewöhnlich ist das dünne Periost lockerer mit dem Knochen verbunden als das stärkere, bei welchem die gröfseren Gefäfse und Nerven, sowie kurze, straffe Bindegewebszüge eine feste Vereinigung erzeugen. Das Periost ist reich an Blutgefäfsen, von denen viele in den Knochen eintreten und für die Ernährung und das Wachstum desselben von Bedeutung sind. Nach aufsen steht das Periost mit den bindegewebigen Teilen der Nachbarschaft in Verbindung, zum Teil ist es mit den Nachbarorganen innig verschmolzen (z. B. mit der harten Hirnhaut in der Schädelhöhle, mit den Schleimhäuten der Kopfhöhlen usw.).

Es lassen sich an der Beinhaut zwei fest miteinander verbundene, undeutlich voneinander abgegrenzte Schichten von Bindegewebe unterscheiden. Die äufsere Schicht (Adventitia) besteht aus vielfach sich kreuzenden Bindegewebsbündeln; sie enthält oft Fettzellen und vorzugsweise die Gefäfse und Nerven. Die innere, feinere Schicht (Fifroplastica) besteht vorwiegend aus netzebildenden, elastischen Fasern und rundlichen sowie spindelförmigen Bindegewebszellen. Dieser letzteren Schicht liegen rundliche bis kubische dichtstehende Zellen (Osteoblasten) an, welche bei jugendlichen Tieren bezw. während der Knochenbildung eine besondere Zellschicht bilden, bei erwachsenen Individuen aber nur stellenweise vorkommen. Sie vermitteln das Dickenwachstum der Knochen.

4. Die Verbindung der Knochen.

Die Vereinigung der Knochen zum Knochengerüste ist eine verschiedene.

Die feste, **ungelenkige Verbindung** der Knochen (Synarthrosis) wird



durch ein Zwischengewebe, und zwar durch Bindegewebe oder Knorpel erreicht. Entweder verlaufen kurze Bindegewebsbündel von einem Knochen zu dem anstofsenden Rande eines zweiten Knochens (Sutura der Deckknochen), oder es spannen sich zwischen Knochenteilen und ganzen Knochen längere Bandmassen, bald mit vorwiegend fibrösen Fasern, bald mehr aus elastischem Gewebe bestehend, aus (Syndesmosis). Bei der Verbindung der Knochen durch Knorpel (Synchondrosis) ist der letztere zumeist Faserknorpel; in der Nähe des Knochens ist er oft hyalin. Auch beides zusammen, Bindegewebe und Knorpel, kann die Verbindung vermitteln.

Ursprünglich ist die Synarthrosis überhaupt die einzige Form der Knochenverbindung am Tierkörper. Es entwickelt sich aus ihr das Gelenk, indem zwischen den betreffenden Skeletteilen ein Spaltraum entsteht.

Die Gelenke.

Die **gelenkige Verbindung** (Diarthrosis) trifft man zwischen den knorpelig präformierten Skelettstücken an.

Zu einem Gelenk gehören aufser zwei oder mehreren Knochenenden die Gelenkknorpel, die Gelenkkapsel, die Gelenkflüssigkeit und die Gelenkbänder.

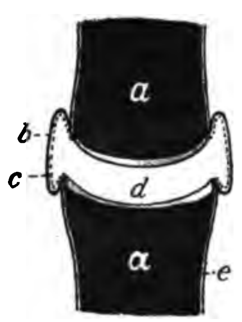


Fig. 37. Schema eines Gelenkes.
a) Knochenenden, *b*) Gelenkkapsel, *c*) Zellschicht derselben, *d*) Gelenkhöhle.

1. Die Knochenenden.

Sie zeigen den Bau der Knochen. Ihre dicht unter dem Gelenkknorpel gelegene Gewebsschicht, welche die Verbindung mit dem Gelenkknorpel vermittelt, besteht aus einer verknöcherten oder verkalkten faserigen Grundsubstanz, in welche verkalkte dickwandige Knorpelzellen eingelagert sind (Fig. 38d).

2. Der Gelenkknorpel.

Der **Gelenkknorpel,** Cartilago articularis, überzieht die gelenkig verbundenen Knochenenden und besteht aus hyalinem Knorpelgewebe. An den Gelenkerhöhungen läuft dieser Knorpelüberzug peripher dünn aus, während er an den Gelenkvertiefungen am Rande dicker ist als in den mittleren Partien. Beim jungen Tiere sieht er bläulich-weifs, beim erwachsenen mehr gelblich-weifs aus. Das Periost des Knochens setzt sich auf den Rand des Gelenkknorpels als Perichondrium fort. Das letztere fehlt an der Gelenkfläche des Knorpels. Das Perichondrium ist fest mit dem Knorpel verbunden und enthält, wie das Periost, die Blutgefäfse und Nerven. In manchen Gelenken (an den Gelenkpfannen der freien Gelenke) überragt der Knorpel das Knochenende. Der Rand besteht dann aus fibrösem Bindegewebe mit vereinzelten Knorpelzellen und knorpelähnlichen Zellen. Diese bindegewebigen Faserungen werden Knorpellippen (Labra glenoidalia) genannt. Die Gelenkfläche des Knorpels erscheint bei gewöhnlicher Betrachtung glatt, ist aber in Wirklichkeit (bei starker Mikroskopvergröfserung) grubig und leicht aufgefasert.

Bereits mit blofsem Auge kann man am Knorpel eine schmale, durchsichtige Oberflächenschicht von einer trübgrauen, darunter liegenden Hauptmasse unterscheiden. In der ersteren ist die Grundsubstanz homogen,

gegen die Tiefe hin wird sie feinkörnig. Die Knorpelkapseln liegen in der Grundsubstanz entweder einzeln oder zu Gruppen vereinigt und schliefsen oft zwei und noch mehr Tochterzellen ein. Ihr Verhalten ist in den verschiedenen Tiefen des Knorpels nach Anzahl, Form und Anordnung nicht gleich (s. Fig. 38).

In den oberflächlichen Schichten (a) liegen sie dicht beisammen, sind flach, stark abgeplattet und mit der Breitseite der Gelenkfläche zugewendet. Weiter nach der Tiefe zu (b) werden sie mehr rundlich oder oval, und in der tiefsten Lage am Knochen (c) sind die Knorpelkapseln länglich und stehen mit ihrer Längsachse senkrecht bezw. etwas schräg zur Gelenkfläche. Man spricht daher von Gebieten der „platten“ und der „langgestreckten“ Zellengruppen.

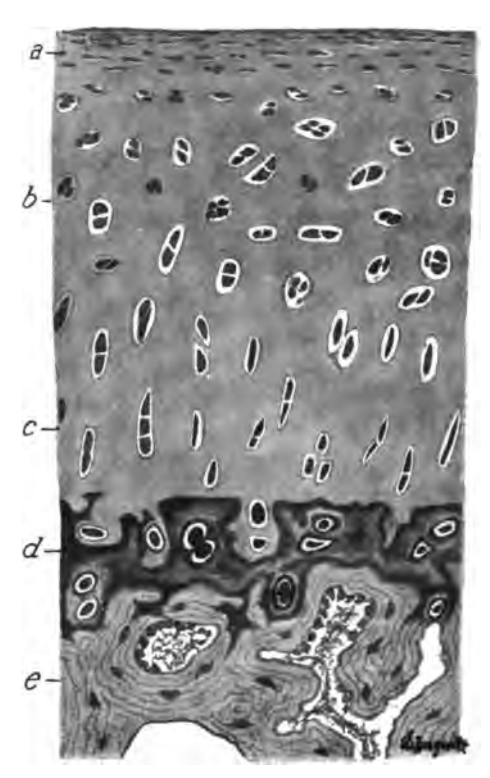


Fig. 38. Epiphysenende vom Metatarsus eines Esels (½ Jahr alt).
a, *b*, *c*) Gelenkknorpel (Gebiet der glatten, der rundlichen und der langgestreckten Zellen), *d*) verkalkte Knorpelschicht, *e*) Knochen. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

Die homogene Grundsubstanz läfst sich vielfach bis in die tieferen Schichten des Gelenkknorpels verfolgen, und zwar als eine die Knorpelkapsel meist ringartig umgebende Zone. Dieselbe ist im ungefärbten Zustande stärker glänzend und durchsichtig und nimmt die Farbe besser an als die nach aufsen hin sie begrenzende differenzierte Grundsubstanz. Die letztere ist fibrillär; ihre stark lichtbrechenden Fibrillen liegen dicht gedrängt nebeneinander und werden durch die interfibrilläre Kittsubstanz zusammengehalten. In dem Gebiet der langgestreckten Zellen sind beide Grundsubstanzen vorhanden, in dem Gebiet der runden Zellen wird die formlose Grundsubstanzkapsel kleiner und verschwindet in dem oberfächlichen Teile dieser Zone ganz, so dafs hier die Zellen direkt von differenzierter Grundsubstanz umgeben sind. In dem Gebiete der platten Zellgruppen (Oberfläche) gibt es Zellen mit und ohne homogene Grundsubstanz in der Umgebung, so dafs von eingekapselten und uneingekapselten Zellen gesprochen werden kann. Im allgemeinen ist die Grundsubstanz hier mehr homogen, dicht unter der Oberfläche fibrillär mit vorwiegend parallelem Faserverlauf zur Oberfläche. Hier und da kommen vereinzelt elastische Fasern in derselben vor. Die Knorpelzellen haben Ausläufer, die radiär abgehen, die nächstgelegene Grundsubstanz, wenn sie lang sind, durchdringen und sich vielfach büschelig verzweigen, ohne zu anastomosieren. Besonders verhalten sich so die Zellen der tieferen Knorpelpartien, während die zunächst der Oberfläche gelegenen fortsatzlos sind. Der Zellkern ist nicht selten geteilt oder gelappt.

Das die Gelenkkapsel auskleidende Endothelium setzt sich, wie Reichert beobachtete, bei Föten auf den Gelenkknorpel fort, während es bei älteren Tieren dort, wo der Knorpel unter grofsem Drucke steht, fehlt.

Die Synovialausschnitte und die Synovialgruben.

Als **Synovialausschnitte**, Incisurae synoviales, bezeichnet man Knorpelausschnitte am Rande der Gelenkflächen.

Die **Synovialgruben,** Fossae synoviales, sind grubige Vertiefungen an den Gelenkflächen, welche durch Substanzverluste des Knorpels und des darunter gelegenen Knochens hervorgerufen werden. Dieselben sind den Gelenken der Ungulaten eigen und kommen besonders an den Wechselgelenken der Gliedmafsen der Ein- und Zweihufer vor. Nach Bürki finden sie sich am meisten beim Rinde; sie sind hier auch am ausgedehntesten.

Derselbe Autor konnte bereits bei Föten Knorpeleinsenkungen an den Stellen der späteren Gruben beobachten. Ausgebildete Synovialgruben fand er erst bei zwei Jahre alten Tieren.

Nach ihrer Tiefenausdehnung lassen sich oberflächliche und tiefe Synovialgruben unterscheiden. Bei den ersteren ist der Übergang des Knorpels zur Grube ein allmählicher, bei den letzteren ist der Gelenkknorpel scharf abgegrenzt. Die Ausbildung der grubigen Vertiefungen kann sowohl durch eine Resorption des Knochengewebes als auch durch eine Auflösung des Knorpels an den betreffenden Stellen eingeleitet werden. Das erstere ist der Fall bei jugendlichen Tieren; demzufolge ist hier in der Grube der Gelenkknorpel zunächst noch erhalten. Am Knochengewebe darunter findet durch Tätigkeit der Ostoklasten eine Zerstörung des Knochengewebes statt, an welche sich ein schleimiger und fettiger Zerfall der Knorpeldecke anschliefst. Beim ausgewachsenen Tiere entstehen die Synovialgruben infolge lokalisierter Degeneration des Gelenkknorpels mit nachfolgender Zerstörung des Knochens. Der Degeneration geht eine Wucherung der Blutgefäfse in den Markräumen des Knochens bezw. in dem Gelenkknorpel voraus. Mit der Neubildung von Blutgefäfsen geht Hand in Hand die Neubildung von Bindegewebe in der Grube, so dafs deren Grund von einer bindegewebigen Membran, in welche Fettzellen eingelagert sein können, überzogen wird. Die Bindegewebsschicht entsteht durch lebhafte Vermehrung der Bindegewebszellen des die Gefäfse umgebenden Markes, welches mit gegen die Grube vorwächst. Je näher das Mark der Grube kommt, um so mehr treten die spindelförmigen Bindegewebszellen gegen die sternförmigen zurück.

3. Die Gelenkkapsel.

Die **Gelenkkapsel,** Capsula articularis, ist ein häutiges Organ, welches am Rande des Gelenkknorpels bezw. am Periost in der Nähe des ebengenannten Knorpels entspringt und am Rande der Gelenkfläche des anderen Knochens endet. Die Gelenkhöhle wird auf diese Weise von der Gelenkkapsel sackartig umschlossen. In der Regel lassen sich an der letzteren ein äufseres, sehnenartiges, aus fibrösem Bindegewebe aufgebautes Stratum fibrosum und ein inneres weniger widerstandsfähiges Stratum synoviale, die Faserhaut (Fig. 39f) und die Synovialmembran (Fig. 39s) unterscheiden. Als charakteristisch kann jedoch nur die letztere bezeichnet werden, da die fibröse Schicht nicht beständig ist. Sie kann z. B. dort fehlen, wo die Kapsel sich innig mit einem Gelenkbande vereinigt oder wo sie durch ein starkes Fettpolster (Kniegelenk) geschützt ist (Fig. 40). Im ersteren Falle vertritt gleichsam das Band die Stelle der Faserhaut (Fig. 41). Anderseits ist die fibröse Schicht in der Regel dort sehr stark ausgebildet, wo die Kapsel durch Sehnen, Bänder etc. wenig oder keinen Schutz von aufsen erhält.

Mit Rücksicht auf das Fehlen der fibrösen Verstärkung an verschiedenen Stellen kann man die Gelenkkapsel nicht kurzweg als ein Kapselband bezeichnen.

Die **fibröse Schicht** zeigt in der Gegend an den Gelenkenden vorherrschenden Längsverlauf der Faserbündel, während in der Mitte sehr

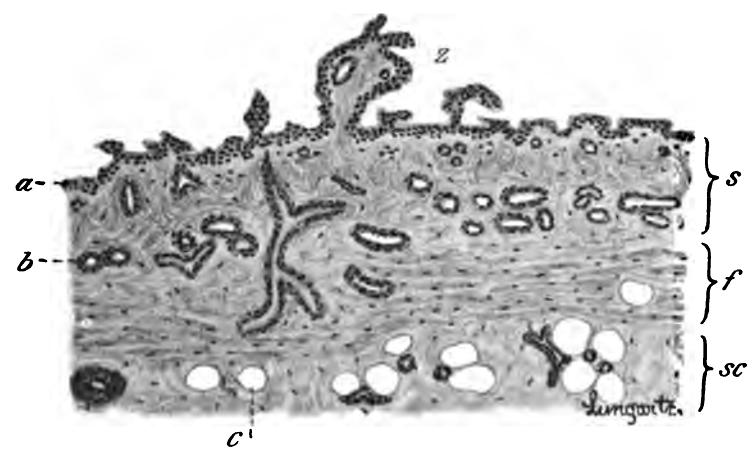


Fig. 39. Gelenkkapsel vom Fesselgelenk des Ochsen. *a*) Zellbelag, *b*) Gefäfse, *c*) Fettzellen, *z*) Zotte, *s*) Synovialis, *f*) fibröse Schicht, *sc*) subkapsuläres Bindegewebe. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

oft zirkulär verlaufende Faserzüge in starker Entwicklung hervortreten. Mit den Nachbarorganen verbindet sie sich, wie die Sehnen und die fibrösen Bänder, gewöhnlich durch lockeres, elastisches Gewebe, Fettgewebe und Gefäfse enthaltendes Bindegewebe. Auch in die Synovial-

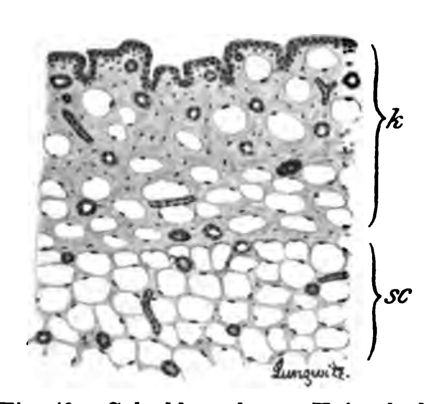


Fig. 40. Gelenkkapsel vom Kniegelenk des Esels.
k) Synovialmembran, *sc*) Fettgewebe. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

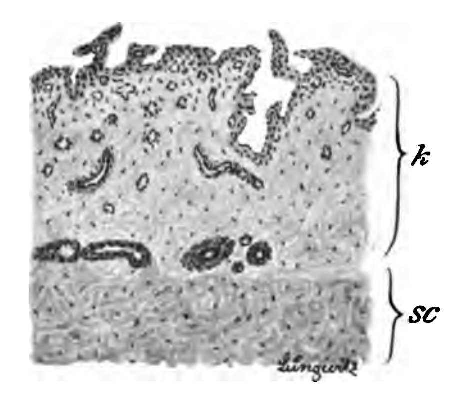


Fig. 41. Gelenkkapsel vom Fesselgelenk des Esels.
k) Synovialmembran, *sc*) Ligamentum sesamoideum breve. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

membran hinein schickt sie Bindegewebszüge, welche so die innige Verbindung zwischen beiden Schichten vermitteln.

Die **Synovialmembran** ist eine dichte Bindegewebshaut, welche innen einen Zellbelag trägt. Dicht unter dem letzteren zeigen die Bindegewebsbündel einen mehr gleichartigen Verlauf, während dieselben in der

äufseren Lage unregelmäfsig angeordnet sind, Verflechtung zeigen und Netze bilden. Dasselbe Verhalten lassen die eingelagerten elastischen Fasern erkennen. Fett- und Knorpelzellen, ebenso Leukocyten, werden vereinzelt in der Synovialhaut angetroffen; die ersteren häufiger dort, wo der Kapsel Fettmassen aufliegen (Fig. 40k). Aufser durch gröfsere Feinheit der Bindegewebsbündel und unregelmäfsigere Anordnung derselben unterscheidet sich die Synovialis von der Faserkapsel noch durch gröfseren Zell- und Gefäfsreichtum.

Die Zellen an der Gelenkfläche werden meist als Endothelzellen aufgefafst. Sie bilden einen zusammenhängenden in der Regel ein-, stellenweise aber auch mehrschichtigen Belag. Mehrschichtig beobachtete Tillmanns die Endothelauskleidung besonders an Stellen, welche der Reibung stark ausgesetzt sind. Die Zellen sind 11—17 μ grofs und besitzen einen rundlichen Kern.

Nach Hammar, der den feineren Bau der Gelenke aufser beim Menschen auch bei den verschiedensten Haussäugetieren studierte, sind die auf der Oberfläche der Synovialis wie innerhalb derselben gelegenen Zellen fixe Bindegewebszellen. Die Mehrzahl dieser **Synovialiszellen**, wie er sie nennt, ist in das Bindegewebe eingebettet und zeigt verschiedene Form; sie sind rundlich, sternförmig, polygonal, die an der Oberfläche gelegenen sind linsenförmig oder abgeplattet, also ähnlich dem Endothel. Hier und da zeigen sie Vakuolisierung des Protoplasmas. Den Kern, der eine oder mehrere Nucleoli enthält, durchzieht ein feinfaseriges Chromatinnetz. Hammar unterscheidet zwischen einem zellenreicheren und zellenärmeren Typus der Synovialis. Bei dem letzteren sind nur ausnahmsweise Zellen oder Zellenreihen auf der freien Oberfläche vorhanden.

Die Netzzeichnung auf der Innenfläche der Gelenkmembran kommt durch eine Vergröfserung der oberflächlichen Bindegewebsspalten unter dem Einflusse der Reibung zustande.

Je nach der Beweglichkeit der im Gelenk zusammenstofsenden Knochen ist die Gelenkkapsel straffer oder weniger straff gespannt.

Die Synovialhäute bilden in schlaffen Gelenkkapseln Falten, Plicae synoviales, und besitzen häufig platte Vorsprünge mit unregelmäfsigem Rande und verschieden geformte Fortsätze, die sogenannten Synovialzotten, Villi synoviales, deren Entstehung Hagen-Torn dem häufig sich wiederholenden, negativen Drucke im Gelenk zurückschreibt. Die Synovialzotten sitzen den obengenannten Vorsprüngen und Falten auf oder finden sich direkt auf der Synovialis. Besonders zahlreich kommen sie in der Gegend des Gelenkknorpelrandes vor. Sie sind sehr gefäfsreich und geben daher der Innenfläche ein rötlich-samtartiges Aussehen. Bei den Synovialfalten erstreckt sich das lockere, reich vaskularisierte oder fettreiche, subsynoviale Bindegewebe zwischen beide Blätter hinein oder es fehlt auch.

Die kleinsten Synovialzotten bestehen nur aus Zellen (echte oder Endothelzotten Tillmanns), die gröfseren sind Bindegewebszotten, aufsen mit Zellen (Endothelium) besetzt, innen zuweilen Blutgefäfse enthaltend. Die gröfsten, welchen sekundäre Zotten aufsitzen können, enthalten neben Arterien und Venen zahlreiche randständige, schlingenförmige Kapillaren. Die grofsen Synovialzotten werden von manchen Autoren als Synovialfalten bezeichnet. Ihr Bindegewebe schliefst zuweilen vereinzelte Knorpel- und Fettzellen, desgleichen mit schleimiger Flüssig-

keit gefüllte Hohlräume ein (Schleimzotten). Manche Zotten sind sehr reich an Fettzellen (Fettzotten). Nach dem Gehalt an Knorpelzellen spricht man auch von Knorpelzotten.

Soubbotine hat unter den den Zotten aufsitzenden Zellen „Becherzellen" beim Rind, Schaf und Hund festgestellt, welche Mucin liefern und in ihrem Bau mit den in der Darmschleimhaut vorkommenden übereinstimmen.

Gefäfse: Die Synovialmembran ist reich an Blutgefäfsen, welche in das Bindegewebe eingebettet sind, Schlingen und Netze bilden und sich in die gröfseren Zotten hinein erstrecken, wo sie ebenfalls zu feinen, engen Netzen angeordnet sind. Sie treten besonders reichlich in der tieferen Schicht und an der Grenze der Faserkapsel auf und gehen bis dicht unter die Oberfläche der Membran, sind aber hier immer von einer dünnen Bindegewebsschicht bedeckt. Die Kapillaren reichen bis an den Zellbelag der freien Fläche heran.

Die Lymphgefäfse sind in grofser Zahl vorhanden und erstrecken sich ebenfalls bis unter das Endothel.

Die Nerven, welche die Gefäfse begleiten, bilden mit ihren letzten Zweigen netzförmige Ausbreitungen. Rauber und Kölliker haben als sensible Endapparate Lamellenkörperchen beobachtet. Auch Krausesche Endkolben (Gelenkkörperchen, Krause) sind gefunden worden. Die Lamellenkörperchen liegen im Stratum fibrosum, so dafs der Synovialmembran nur die Gelenkkörperchen zukommen.

Fig. 42. Blutgefäfsverteilung an dem Kapselbande des Kniegelenkes vom Pferd. (Nach Schneidemühl.)

Die Paicnischen Körperchen sind bei den verschiedenen Tieren ungleich grofs, am kleinsten beim Kaninchen. Hier sind sie bis 0,045 mm lang und bis 0,006 mm breit, beim Hund bis 0,006 mm lang und bis 0,006 mm breit, bei der Katze bis 0,065 mm lang und bis 0,006 mm breit.

Die Krauseschen Terminalkörperchen treten als ovale, von einer längsstreifigen Bindegewebshülle mit endothelähnlichen platten Zellen umgebenen Nervenendapparaten auf von 0,15—0,23 mm Länge und 0,09—0,15 mm Breite Es treten 1 bis 4 markhaltige Nervenfasern in die feingranulierte Substanz ein und gehen in eine Anzahl markloser verästelter Terminalfasern über.

Innerhalb der Gelenke kommen vor: die Gelenkflüssigkeit, die Zwischengelenkknorpel, die Zwischengelenkbänder und die Gelenkmäuse.

4. Die Gelenkflüssigkeit.

Die **Synovia** ist eine durchsichtige, gelbliche, schlüpfrige, schleimartige, fadenziehende, alkalische Flüssigkeit, welche von der Synovialis stammt, und häufig Zellen derselben sowie Teilstücke und Kerne von Synovialiszellen, fettig degenerierte Zellen und Fettkügelchen, Teilchen von Ge-

lenkknorpel und von Synovialzotten sowie Blut- und Lymphkörperchen suspendiert enthält.

In chemischer Beziehung besteht die Synovia aus Eiweifs, Schleim und Salzen. 6 % sind feste Bestandteile. Durch Essigsäure wird sie getrübt.

Der Gehalt einer Gelenkhöhle an Synovia ist ein geringer und bei sich bewegenden Tieren gröfser als bei ruhenden.

Nach der Ansicht Frerichs und Tillmanns stellt die Synovia ein Transudat aus den Gefäfsen dar, welches seinen Mucingehalt durch den Untergang von Endothelien der Synovialmembran und der Zotten enthält. Hüter bezeichnet sie als die Ernährungsflüssigkeit, welche die Bindegewebszellen der Synovialis durchläuft und von ihnen den Mucingehalt bezieht. Soubbotine hält die Synovialmembran für ein Sekretionsorgan, die Synovia ist das Produkt derselben.

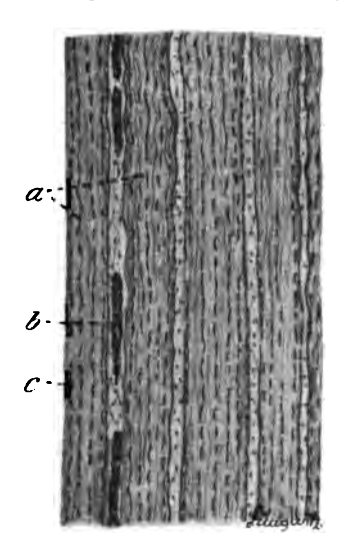


Fig. 43. Unteres Gleichbeinband vom Pferd (ein Stück desselben im Längsschnitt). *a*) Bündel fibrösen Bindegewebes, *b*) Blutgefäfse, *c*) Bindegewebszellen. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

Nach Banchi entsteht die Synovia nicht durch Sekretion irgendeines Gewebes oder durch Transudation aus dem Blute oder den Lymphgefäfsen, sondern jedenfalls in der Weise, dafs durch Pressung bei der Bewegung die Knorpelgrundsubstanz aufgelockert und aus dieser die Gelenkflüssigkeit frei wird.

Bedenkt man, dafs die geformten Bestandteile der Synovia meist Abnutzungsprodukte der Gelenkmembran und des Knorpels sind, so verliert die Lehre von der Synovialsekretion sehr an Wahrscheinlichkeit.

5. Die Zwischengelenkknorpel.

Diese Organe, die Menisci articulares, welche sich in manchen Gelenken (Kiefergelenk, Oberschenkel-, Unterschenkelgelenk) zwischen die überknorpelten Knochenenden einschieben, sind weifs-gelbe Platten von Faserknorpel. In eine bindegewebige Grundsubstanz, deren Faserbündel zum Teil parallel verlaufen (am Rand), zum Teil sich kreuzen und netzartig verbundene Bindegewebszellen einschliefsen, sind Knorpelzellen eingelagert, weniger in dem randständigen Teile, mehr in der Mitte. Die Synovialis überzieht diese Knorpelplatten nicht, wohl aber das Endothel, nämlich dort, wo sie mit der Gelenkkapsel in Verbindung stehen.

Die Gelenkmäuse sind rundliche, bis haselnufsgrofse Körper, die frei in der Gelenkhöhle liegen und abgetrennte, mächtig gewachsene Synovialfortsätze darstellen. Sie sind daher wie diese gebaut und stellen meist pathologische Gebilde (Neubildungen) dar.



6. Die Gelenkbänder.

Die **Gelenkbänder,** Ligamenta accessoria, finden sich an den meisten Gelenken vor, und zwar i. d. R. aufserhalb der Gelenkkapsel, seltener im Innern der Gelenkhöhle. Sie sind von einem Knochen zum anderen straff ausgespannt und bestehen aus fibrillärem, wenig elastische Fasern enthaltenden Bindegewebe. Ihr Bau stimmt mit demjenigen der Sehnen über-



ein (s. diese). Die Zwischengelenkbänder, Ligamenta articularia (Ligamentum teres im Hüftgelenk), sind mit Endothel überkleidet.

Die Gelenkbänder sind arm an Blutgefäfsen.

5. Die Blutgefäfse der Knochen.

Die zahlreichen **Blutgefäfse** des Periostes, der Knochensubstanz und des Knochenmarkes stehen untereinander in inniger Verbindung. Sie gehen meist an den Ansatzstellen der Muskeln, der Aponeurosen und Fascien in das Periost über und treten von hier aus im Verlaufe des ganzen **Knochens** durch die zahlreich vorhandenen Poren in die kompakte Knochensubstanz ein, wo sie in den Haversschen und Volkmannschen Kanälen verlaufen und miteinander sich verbinden. In der Regel enthalten die Haversschen Kanäle zwei Gefäfse, ein kleineres arterielles und ein gröfseres venöses; in den gröfseren Mark enthaltenden Kanälen kommt noch ein feines Gefäfsnetz hinzu. In den Haversschen Kanälen verlieren die Gefäfse ihre Muskelhaut (Rauber). Sie liegen dem Knochengewebe nicht unmittelbar an, sondern sind von ihm durch eine Grenzmembran (Neumann) getrennt.

An den Apophysen treten Periostgefäfse auch in die spongiöse Substanz ein, hier aus einer Bindegewebshülle und einem Endothel bestehend. Sie bilden Gefäfsnetze, welche in ihrer Anordnung dem Balkenwerke der Knochensubstanz angepafst ist.

Für die nach dem Mark vordringenden, stärkeren Arteriae nutritiae sind an der Oberfläche vieler Knochen gröfsere Öffnungen, Ernährungslöcher, vorhanden.

Auf ihrem Verlaufe durch die Substantia compacta behalten die Vasa nutritia ihre Muskelhaut; sie geben Gefäfschen ab, welche sich untereinander und mit den obengenannten Blutgefäfsen der kompakten Knochensubstanz verbinden.

Im **Marke** durchziehen die Arteriae nutritiae dasselbe der Länge nach und geben dabei zahlreiche feine Ästchen ab, welche mit denen der Knochenrinde in Kommunikation treten und innerhalb des Markes in weite Kapillaren übergehen, welche Netze bilden. Die feinen Markarterien bestehen aus einem einfachen Endothelrohr und einer einschichtigen Muskularis. Die Kapillaren besitzen eine deutliche, mit stäbchenförmigen Kernen besetzte Membran. Auch die aus ihnen hervorgehenden Venen, welche man früher für wandungslos hielt, die aber doch eine zarte endotheliale Wandung besitzen, so dafs enge Beziehungen zwischen Parenchym und dem langsam zirkulierenden Gefäfsinhalt bestehen, bilden Gefäfsnetze. Von den gröfseren Venen, welche innerhalb des Knochens keine Klappen besitzen und sich auf ihrem Verlaufe wie die Arterien verhalten, die sie begleiten, verlassen die Venae nutritiae den Knochen durch die Ernährungslöcher. Zahlreiche kleine Venen gehen durch feinere Öffnungen in das Periost über. In der kompakten Substanz fehlt den Venae nutritiae die Muskularis.

Gegen den Gelenkknorpel und die Insertionsstellen der Bänder grenzt sich das Gefäfssystem des Knochens durch kapillare Schlingen ab.

Bei den **Vögeln** fand Bizzozero, dafs in den langen Knochen in der Achse des Markes wenige Arterien verlaufen, welche nach den peripheren Teilen desselben in spitzem Winkel spärliche, kleine Arterien

abgeben, die in dünne Kapillaren übergehen, welche Netze bilden. Die Arterienkapillaren münden in ein dichtes Netz sehr weiter Venenkapillaren, welche das ganze Mark durchsetzen und dabei miteinander anastomosieren. Sie münden in grofse Venen ein, welche neben den Arterien verlaufen. In den Venenkapillaren nehmen die ausgewachsenen roten Blutkörperchen nur die Achse des Lumens ein, um sie herum liegen Leukocyten und junge rote Blutkörperchen (Erythroblasten), von denen verschiedene in indirekter Teilung begriffen sind.

Das **Periost** ist reich an Blutgefäfsen. Dieselben ordnen sich in der äufseren wie inneren Gewebsschicht zu Netzen an, sind aber in der ersteren zahlreicher vorhanden, so dafs hier das Gefäfsnetz sehr dicht ist, während sie in der inneren Schicht spärlicher vorkommen und dem Knochen meist unmittelbar anliegen. Die Kapillaren verlaufen meist in Begleitung der Nerven.

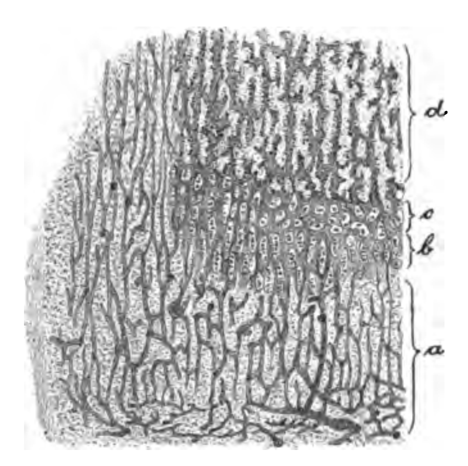


Fig. 44. Blutgefäfsverteilung im Periost an der Epiphysengrenze eines Röhrenknochens (Metatarsus) vom Schafsembryo. Tangentialschnitt.
a) Periost, b) Wucherungszone (Säulenknorpel), c) hypertrophische Zone, d) Verkalkungszone mit primordialen Markräumen. Natürliche Injektion. Härtung in Chrom-Essig-Osmiumsäure. Entkalkung in Chromsäure. Färbung mit Gentianaviolett. Vergr. Hartnack Obj. 4, Oc. 1 (Tereg).

Der **Gelenkknorpel** ist bei erwachsenen Tieren in der Regel gefäfslos. Das **Perichondrium** enthält weniger Blutgefäfse als das Periost.

6. Die Lymphgefäfse der Knochen.

Das **Periost** enthält Lymphgefäfse in den oberflächlichen Lagen, welche die Blutgefäfse begleiten und wie diese ein starkverzweigtes Netz bilden. Sie sind zahlreicher bei jüngeren als bei älteren Tieren (Buge) vorhanden und reichen nicht bis in die Innenschicht (Mr. u. Mrs. Hoggan). Die oberflächlichen Lymphgefäfse münden in starke Lymphgefäfsstämme, welche dem Periost unmittelbar aufliegen.

Ob der **Knochen** Lymphgefäfse enthält, wie vereinzelt angenommen wird (Rauber), ist fraglich. Seine Blutgefäfse werden von perivaskulären Lymphräumen umgeben, welche mit den Knochenhöhlen in Verbindung stehen (Budge). Schwalbe und Kölliker sehen diese Räume nicht für Lymphgefäfse, sondern für Saftbahnen an. Im Knochenkanale befinden sich flache, kapilläre Spalträume zwischen Mark und Knochenrinde, welche Schwalbe als perimyeläre Räume bezeichnet. Innerhalb des Knochenmarkes begleiten die Lymphgefäfse als Endothelscheiden kleinere Venenstämme und Kapillaren. Von anderer Seite wird auch für das Knochenmark das Vorhandensein von Lymphgefäfsen in Abrede gestellt.

7. Die Nerven der Knochen.

Periost und Knochen sind reich an **Nerven.** Dieselben begleiten im Periost die Gefäfse, oder sie verlaufen für sich, verästeln sich, gehen Ver-

bindungen ein und enden zuweilen in Lamellenkörperchen (Toldt). In den Knochen treten die Nerven mit den Arterien ein. Mit den Vasa nutritia dringen sie nach dem Marke vor, während sie von den übrigen Gefäfsen in die kompakte und spongiöse Knochensubstanz geführt werden, wo sie sich verbreiten. In dem Marke verteilen sie sich unter häufiger Verästelung und bilden Nervenplexus, von welchen markhaltige und marklose Fasern, dann auch zahlreiche feine, marklose Fibrillen in die Markpulpa abzweigen.

Ob die Nerven im Knochen frei oder mit besonderen Terminalorganen enden, ist unbekannt.

8. Die Entwicklung der Knochen.

Von den sämtlichen Organen des Körpers gelangen die Knochen verhältnismäfsig spät zur Entwicklung. Mit Ausnahme einiger Kopfknochen befindet sich in fötaler Zeit an Stelle des späteren Skeletts solider Knorpel, dessen Teilstücke im allgemeinen die Gestalt der späteren Knochen besitzen. Allmählich verschwindet der Knorpel; er wird durch Knochen ersetzt. Der geringere Teil des Skeletts entwickelt sich aus Bindegewebe, so dafs ihm die knorpelige Vorstufe fehlt.

Nach dieser Verschiedenheit in der Genese unterscheidet man:

Knorpelig vorgebildete oder primäre Knochen. Das sind die meisten Knochen des Skeletts mit Ausnahme der nachgenannten Kopfknochen.

Bindegewebs- oder sekundäre Knochen. Hierher gehören die Seitenteile des Schädels, das Schädeldach und die meisten Gesichtsknochen (oberer Teil der Squama occipitalis, Os parietale, Os frontale, Squama temporalis, Annulus tympanicus, Os sphenoidale teilweise, Vomer, Mandibula, Os incisivum etc.).

a) Entwicklung der knorpelig präformierten Knochen.

Die ursprünglichen biegsamen Knorpel, welche später durch Knochen substituiert werden, sind mit Ausnahme der Gelenkflächen mit einer Bindegewebshaut überkleidet, der Knorpelhaut (Perichondrium), und bilden in ihrer Gesamtheit das sogenannte **Knorpelskelett**. Indem an demselben unter dem Perichondrium Knochen gebildet und das erstere zum Periost wird, indem weiterhin im Innern der Knorpelstücke durch Auflösung ein Hohlraum entsteht, an dessen Wandung sich Knochensubstanz bildet, und indem schliefslich auch der übrige Knorpel zum gröfsten Teile zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird, entsteht das **Knochenskelett**.

Die Bildung von Knochengewebe vollzieht sich an zwei verschiedenen Stellen, im Knorpel und aufsen am Knorpel. Die erstere bezeichnet man als die enchondrale (endochondrale), die letztere als die periostale (perichondrale) Ossifikation. Beide Arten können zu gleicher Zeit einsetzen, bei diesen Knochen beginnt die enchondrale, bei jenen die periostale Verknöcherung früher.

Die Rolle des Knorpels bei der Knochenbildung ist eine formbestimmende. Der Knorpel dient bei der Ossifikation gewissermafsen als Modell.

Wir betrachten zunächst die Ossifikationsvorgänge an einem **Röhrenknochen**, wo dieselben uns das Mittelstück, die Diaphyse, von den beiden Endstücken, den Epiphysen (s. Fig. 45), unterscheiden lassen.

1. Die periostale Verknöcherung.

Am Mittelstück des einen soliden Knorpelzylinder mit verbreiterten und abgerundeten Enden darstellenden primordialen Röhrenknochens bildet sich vom Perichondrium aus Knochengewebe bereits vor der enchondralen Verknöcherung; das Perichondrium wird dadurch zum Periost.



Das erste Periost ist ein zellenreiches Bindegewebe. Die Zellen sind spindelförmig. Nach innen zu werden sie mehr oval. Bald läfst sich eine äufsere

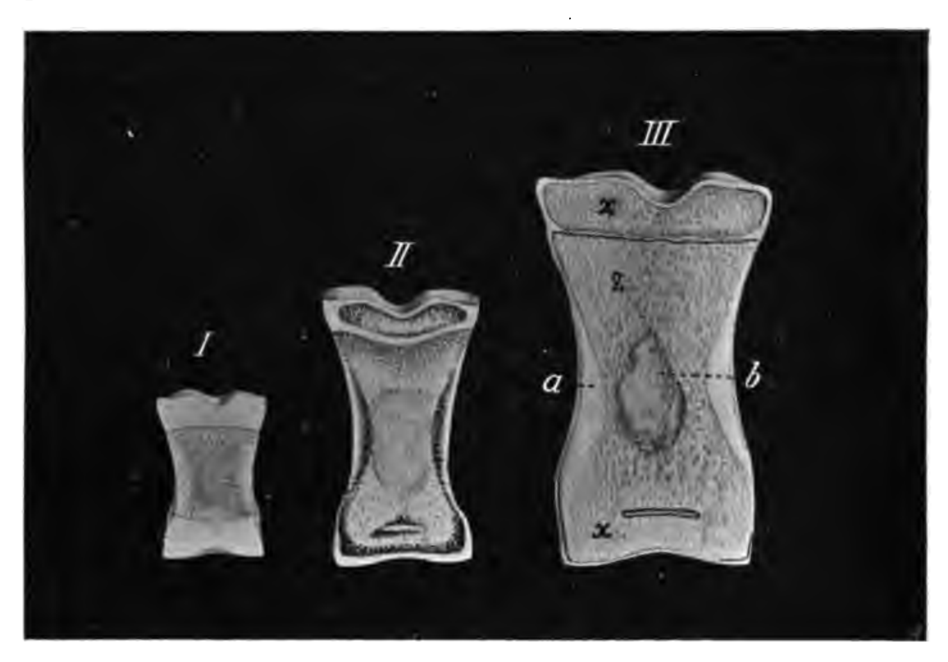


Fig. 45. Phalanx prima (Fesselbein) vom Pferd. *I.* Vom unbehaarten Fötus. Die beiden Epiphysen sind deutlich von der Diaphyse geschieden; die Epiphysen bestehen noch aus Knorpel; die Diaphyse besitzt an den Seiten periostal entstandenes Knochengewebe (hell, in der Mitte verkalkter Knorpel (punktiert). *II.* Vom behaarten (älteren) Fötus. Die Epiphysen sind zum gröfsten Teile verknöchert; die distale Epiphyse ist zum Teil mit der Diaphyse verschmolzen. Letztere zeigt in der Mitte die Markraumbildung. *III.* Von einem neugeborenen Graditzer Vollblutpferde. *a*) periostale Knochenrinde, *b*) Mark, *x*) Epiphysen, *z*) Diaphyse. Zwischen *x* und *z* Epiphysenknorpel. *x* und *z* enchondraler Knochen.

Periostschicht von einer inneren unterscheiden. Die Zellen der letzteren sind rund und oval, diejenigen, welche der Aufsenfläche des Knorpels oder des jungen Knochengewebes direkt anliegen, zum Teil auch kubisch und in einen oder mehrere kurze Fortsätze ausgezogen. Ihr meist exzentrisch gelegener Kern ist verhältnismäfsig grofs und befindet sich innerhalb eines gekörnten Protoplasmas. Diese Zellen liegen in einer von ihnen selbst ausgeschiedenen Grundsubstanz.

Das Periost ist sehr gefäfsreich und enthält elastische Fasern.

Die Bildung des periostalen Knochengewebes geschieht

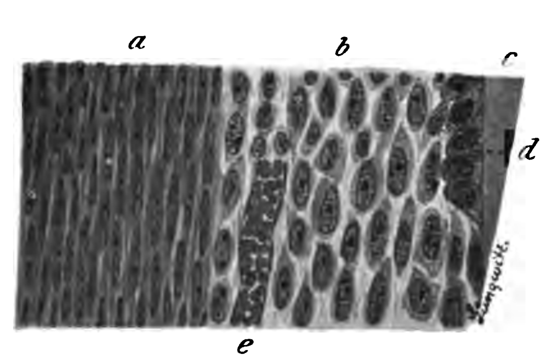


Fig. 46. Periost vom Schweineembryo. *a*) äufsere Schicht, *b*) innere Schicht (osteoblastisches Gewebe), *c*) Knochen, *d*) Osteoblasten. Vergr. Zeifs, 1/12 Oc. 4.

durch das Gewebe der inneren Periostschicht. Das letztere nennt man daher

osteoblastisches Gewebe. In die Grundsubstanz desselben lagern sich Kalksalze ein, und seine Zellen werden zu Knochenzellen, Osteoblasten, indem sie zackig und nach und nach sternförmig werden.

Es entsteht zuerst in der Mitte des Knorpelstückes, dort, wo dasselbe den gröfsten Widerstand zu leisten hat, unter dem Perioste eine dünne Knochenschicht. Unter lebhafter Wucherung der Zellen des osteoblastischen Gewebes, welches in die Länge wächst, wird immer neue Knochensubstanz von aufsen aufgeschichtet, so dafs die den Knorpel umgebende Knochenschale ebenfalls länger und in der Mitte dicker wird. Die ältesten Teile dieses Knochenzylinders liegen innen und in der Mitte, die jüngsten und längsten aufsen. Die Oberfläche der jungen Knochenmasse ist rauh, mit vielen Vertiefungen und

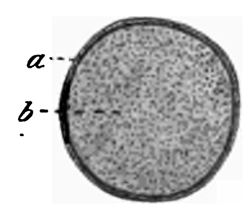


Fig. 47.
a) Perichondrium, *b*) Knorpel.



Fig. 48.
a) Periost, *b*) Knorpel, *c*) periostaler Knochen.

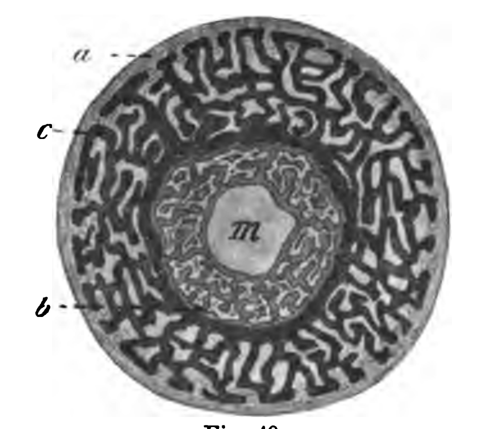


Fig. 49.
a) Periost, *b*) enchondraler Knochen, *c*) periostaler Knochen, *m*) Markhöhle.

Querdurchschnitte eines Röhrenknochens verschiedenen Alters. (Schematisch.)

kleinen leistenartigen Erhabenheiten versehen. Letztere vergröfsern sich durch Auflagerung neuer Knochenmassen; sie wachsen gleichsam gegeneinander vor, verbinden sich untereinander und bilden Kanäle, welche osteoblastisches Gewebe einschliefsen (s. Fig. 48 u. 49 *c*). Indem an den Knochenleisten sich weitere Knochenbälkchen bilden, nimmt die periostale Knochenmasse an Länge und Dicke immer mehr zu. Die meist in der Längsrichtung des Knochenzylinders verlaufenden und miteinander kommunizierenden kanalartigen Hohlräume werden später zu Haversschen Kanälen. Von dem in ihnen enthaltenen, Gefäfse führenden osteoblastischen Gewebe bleiben die Zellen am Rande als Osteoblasten erhalten; im Innern wandeln sie sich zu rötlichen Markzellen und zu Bindegewebe um.

Vor der Geburt besteht die periostale Knochenschale aus grobfaseriger

Knochensubstanz; allmählich wird dieselbe durch lamellösen Faserknochen, Knochenlamellen mit Sharpeyschen Fasern, ersetzt. Dieser Faserknochen ist bei den Säugetieren vielfach schon bei der Geburt vorhanden. Ich konnte dies z. B. u. a. bei dem in Fig. 45 unter *III* abgebildeten Fesselbein eines Vollblutpferdes feststellen. Wenn vielleicht auch nicht beim ganzen Pferdegeschlecht, so scheint sich doch bei frühreifen Rassen die Umwandlung des Knochengewebes früher als bei anderen Tieren zu vollziehen.

2. Die enchondrale Verknöcherung.

An einer bestimmten Stelle bezw. an verschiedenen Stellen innerhalb des Knorpels, bei Röhrenknochen ungefähr in der Mitte desselben, fangen die Knorpelzellen zu einer gewissen Zeit an, sich zu vergröfsern und zu teilen. Ihr helles Protoplasma ist deutlich gekörnt, ihr grofser, runder Kern fein granuliert. In die hyaline Grundsubstanz werden Kalksalze in Gestalt von feineren und gröberen rundlich-eckigen, wenige μ grofsen Kalkkörnchen abgelagert. Dieselbe wird dadurch körnig. An diesen Verkalkungspunkten (Ossifikationspunkten) hört das Wachstum des Knorpels auf, in der Umgebung schreitet es der Länge und Dicke nach weiter fort. Infolgedessen erscheint später der Knorpel an dieser Stelle deutlich eingeschnürt. Während nun die Verkalkung von den genannten Punkten aus sich weiter ausdehnt, wachsen von dem Perioste her Gefäfse und zellenreiche Fortsätze des osteoblastischen Gewebes nach den Verkalkungspunkten vor und zerstören die verkalkte Grundsubstanz. Infolge Auflösung verschwinden die sich öffnenden schwachen Knorpelkapseln mit ihrem Inhalte.

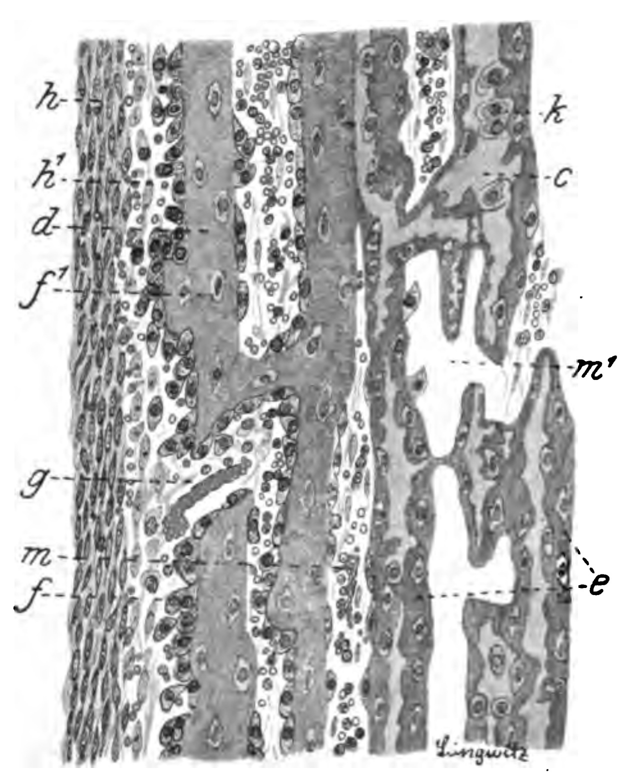


Fig. 50. Längsschnitt durch die ossifizierende Tibia vom Schweinefötus. Randstück aus der Mitte des Knochens. (Die Buchstaben und Bezeichnungen sind denjenigen der Fig. 51 angepafst.)
c) Knorpelgewebsbalken, *d*) periostaler Knochen, *e*) enchondraler Knochen, *f*) Osteoblasten, *f'*) Knochenzellen, *g*) Blutgefäfs, *h*) Periost, *k*) Knorpelzellen, *m*) Markgewebe. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

Ranvier, Virchow, v. Brunn, Klebs, Kassowitz u. a. nehmen an, dafs die Knorpelzellen sich zu Markzellen umwandeln. Auch Hansen glaubt, dafs die Knorpelzellen an der Verknöcherungsgrenze nicht zugrunde gehen, sondern sich teils in Markzellen, teils zu Osteoblasten umwandeln. — Ich habe in allen untersuchten Präparaten die Knorpelzellen an der Verknöcherungsgrenze entweder sämtlich oder doch zum gröfsten Teile in einer Verfassung angetroffen, welche mir nicht den Eindruck verschaffte, als könnten sie weiterexistieren. Die Zellsubstanz hatte sich als eine zusammengeschrumpfte Protoplasmamenge an den meisten Stellen von der grofsen Kapsel abgezogen. Ein Unterschied zwischen Protoplasma und Kern fehlte. Dort,

wo in die Kapsel eine Zelle des osteoblastischen Gewebes eingewandert war, wurde allerdings eine lebensfähige Knorpelzelle vorgetäuscht.

Durch die Auflösung des Knorpels entsteht eine Höhle. In dieselbe ragt die verkalkte Grundsubstanz in Form von zackigen Vorsprüngen hinein (Fig. 51 *c*), denn die Einschmelzung des Knorpels erfolgt ungleichmäſsig. Die Höhle erhält dadurch eine buchtige Beschaffenheit. Dieser primordiale Markraum vergröſsert sich infolge fortwährender Knorpelzerstörung zum Cavum medullare. Der Markraum, welcher in der Regel nicht genau in der Mitte, sondern mehr nach einer Seite des Röhrenknochens zu gelegen ist, wird durch die eingewucherten periostalen Gewebszapfen ausgefüllt. Diese repräsentieren das junge Mark. Stellenweise legen sich die Zellen des letzteren epithelartig an die unregelmäſsigen Wandungen des Markraumes und an die hineinragenden zackigen Knorpelfortsätze an (Fig. 51 *f*). Sie bilden als Osteoblasten Knochengewebe, welches auf die Reste des verkalkten Knorpels abgelagert wird. Die Bildung desselben geschieht, wie bei der periostalen Verknöcherung angegeben. Die Osteoblasten erzeugen eine Grundsubstanz, welche verkalkt und die allmählich sternförmig werdenden Osteoblasten, die Knochenzellen, umgibt. Die zur Verknöcherung und Weiterentwicklung erforderlichen Nährstoffe werden dem osteoblastischen Gewebe durch zahlreiche Gefäſse vom Perichondrium bezw. Periost und vom Ossifikationsrande des Knorpels aus zugeführt (Fig. 50 und 51 *g*).

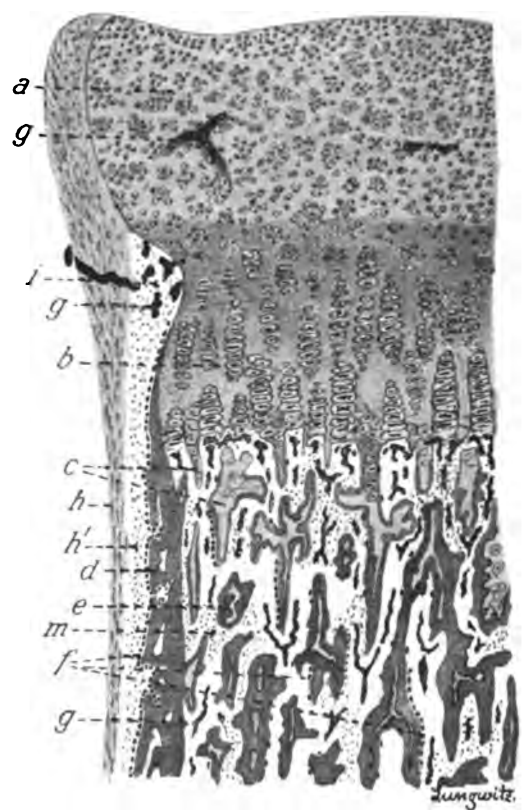


Fig. 51. Längsschnitt durch die ossifizierende Tibia (Rand- und Endstück) vom Fötus des Schweines.
a) Knorpelgewebe, *b*) Säulenknorpel, *c*) Verkalkte Grundsubstanz des Knorpels, *d*) periostaler Knochen, *e*) enchondraler Knochen, *f*) Osteoblasten, *g*) Blutgefäſse, *h*) Periost, h^1) osteoblastische innere Periostschicht, *i*) Ossifikationsgrube, *m*) Markgewebe. Vergr. Zeiſs. A. Oc. 2.

Die Knochenschicht an der Wandung des Markraumes wird dicker, bis schlieſslich das ganze knorpelige Skelettstück durch das spongiöse Knochengewebe verdrängt ist, in dessen Bälkchen sich noch Reste von verkalkter Knorpelsubstanz befinden, welche später ebenfalls zugrunde gehen.

Die Verkalkung des Knorpels und die nachfolgende Einschmelzung geschieht in der Diaphyse und in den Epiphysen nicht in gleicher Weise.

In der Diaphyse der Röhrenknochen lagern sich die groſsen rundlichen Knorpelkapseln dem Längenwachstum des Skelettstückes entsprechend gegen den Verkalkungspunkt hin zu deutlichen Längsreihen zusammen, welche ziemlich parallel untereinander und in der Längsrichtung des Knochens liegen. Zwischen ihnen sind breite Streifen von Grundsubstanz gelegen, während die

einzelnen gegeneinander abgeplatteten Kapseln einer Reihe durch wenig Zwischensubstanz voneinander getrennt sind. Man nennt diesen Teil des Knorpels auch Säulenknorpel (Fig. 51 *b*).

Die Verkalkungszone grenzt sich ziemlich scharf durch eine fast gerade und senkrecht zur Knochenachse verlaufende Linie von dem noch unverkalkten Knorpel ab.

Die Epiphysen verknöchern viel später als die Diaphysen. Der Verknöcherung geht immer eine Vaskularisierung voraus. Es wachsen vom Perichondrium aus Blutgefäfse in den Knorpel ein (Fig. 51 *g*). In jeder Epiphyse entsteht ein Verkalkungspunkt, von dem aus die Verknöcherung nach allen Seiten hin vorwärtsschreitet. Vorher haben sich die Knorpelzellen zu rundlichen Häufchen angeordnet, von denen ein jedes sich durch Vermehrung einer Zelle gebildet hat. Die Zellen lagern sich danach zu Reihen, oder sie bleiben in Häufchen liegen. Daher sind die späteren Markräume bei den Epiphysenkernen auch mehr rundlich.

Die Vorgänge der Verknöcherung folgen sich wie bei der Diaphyse: Wucherung der Knorpelzellen, Einwachsen osteoblastischen Gewebes vom Perichondrium aus, Auflösung des verkalkten Knorpels und Ablagerung von Knochensubstanz auf die stehengebliebenen verkalkten Knorpelreste. Die schwache Knochenrinde wird vom Perichondrium aus gebildet.

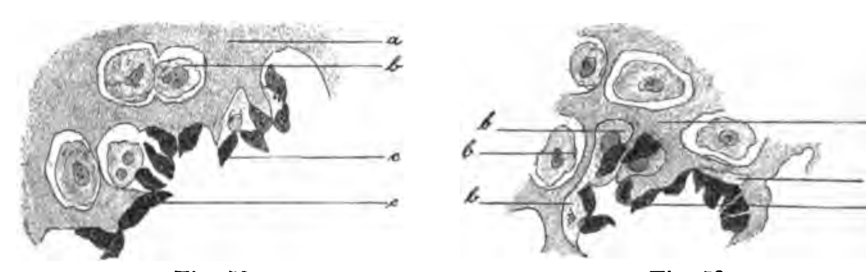


Fig. 52. Fig. 53.
Aus der Verkalkungszonengrenze einer Phalanx prima des Rindsfötus.
a) Knorpelgrundsubstanz, *b*) Knorpelzellen, zum Teil im Verschwinden begriffen, *c*) Osteoblasten. Härtung in Chrom-Essig-Osmiumsäure; Entkalkung in Chromsäure. Färbung in Parme soluble. Vergr. Hartnack. Obj. 7. Oc. 3 (Tereg).

Während somit ein grofser Teil der **Diaphysen** der Röhrenknochen, beim ausgewachsenen Säuger der gröfste Teil derselben, aus periostal gebildeten Knochen besteht, ist die Hauptmasse der **Epiphysen** enchondral enstandener Knochen.

In den Epiphysen bleibt die auf die Knorpelmasse abgelagerte Knochensubstanz zum grofsen Teile während des Lebens in Form von dünnen Blättern und Bälkchen als spongiöse Knochensubstanz erhalten. In den Diaphysenenden der Röhrenknochen wird der gröfsere Teil derselben bald wieder resorbiert und durch die Markhöhle ersetzt.

3. Bildung des lamellösen Knochengewebes.

Bis in die spätere fötale Zeit, zum Teil bis in die ersten Jahre nach der Geburt, besteht das periostal gebildete Knochengewebe aus zusammenhängenden Bälkchen, welche rundliche Hohlräume, die primitiven Gefäfskanälchen, umschliefsen. Die Bildung grobfaserigen Knochengewebes hört alsdann auf. Die Aufsenfläche des Knochens wird glätter, und die ihr epithelartig anliegenden Osteoblasten beginnen lamellöse Knochensubstanz zu bilden, wobei Bindegewebsbündel der osteoblastischen Schicht durch Einlagerung von Kalksalzen sklerosieren und zu Sharpeyschen Fasern werden. Auf diese Weise entstehen die äufseren

Grundlamellen. Die vorher gebildete Knochensubstanz wird allmählich von innen nach aufsen fortschreitend resorbiert und zum Verschwinden gebracht. Diese Resorption geschieht unter Mitwirkung charakteristischer vielkerniger Riesenzellen von unregelmäfsiger Gestalt, der sogenannten Ostoklasten, welche sich neben den Osteoblasten in den Hohlräumen des Knochengewebes befinden.

Wie an der Aufsenfläche des Knochens, so bilden auch die der Wandung des Markraumes aufliegenden Osteoblasten an seiner Innenfläche Lamellen von Knochengewebe, das sind die inneren Grundlamellen.

Infolge schichtenweiser Bildung von Knochengewebe durch die in den gefäfshaltigen Haversschen Kanälen eingeschlossenen Osteoblasten entstehen die in Form konzentrischer Lagen die Kanäle umgebenden Speziallamellen.

Indem sich neue Lamellen an die alten, bei der Resorption als Fragmente übrig gebliebenen Lamellen heran und in sie hineinschieben, kommen zwischen den Speziallamellen die intermediären Lamellen zustande.

4. Gelenk- und Epiphysenknorpel. Volkmannsche Kanäle.

Bei der Ossifikation des Röhrenknochens bleibt an den Enden desselben einmal die oberflächliche Knorpelschicht als Gelenkknorpel zeitlebens und weiterhin von dem verkalkten Knorpel die dicht unter dem Gelenkknorpel befindliche dünne Schicht (Fig. 38 *d*) erhalten.

Aufserdem erhält sich von dem fötalen Knorpel eine Lamelle zwischen der knöchernen Epi- und Diaphyse, solange der Knochen wächst, als Epiphysenknorpel oder Fugenknorpel (Fig. 45 *III*). Derselbe läfst an der Diaphysengrenze immer eine Zone wuchernder und eine Zone sich vergröfsernder Knorpelzellen unterscheiden, und zwar die letztere am Ossifikationsrande (Klebs).

Nach abgeschlossenem Längenwachstume verknöchert auch dieser Knorpelrest. Epi- und Diaphyse verschmelzen miteinander. Wie Fig. 45 *III* zeigt, hat der proximale Fugenknorpel bei der Phalanx prima des Pferdes länger Bestand als der distale.

Fig. 54. Seitlicher Längsschnitt durch ein Stück der Wirbelsäule vom Embryo des Schweines. Periostale und enchondrale Verknöcherung.
I, *II*, *III* = drei Wirbel, *d*) periostaler Knochen, *g*) Blutgefäfs, *h*[1]) periostales, osteoblastisches Gewebe, *n*) Nerv, zwischen den Wirbeln hervortretend und quer durchschnitten. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4. (Wirbelsäule aufrecht stehend gedacht.) Nach einem Präparat von Zietzschmann.

Die Volkmannschen Kanäle entwickeln sich ähnlich wie die Haversschen aus Gefäfse enthaltenden Lücken der Knochenrinde.

Wie bei den Röhrenknochen mit Markhöhle, so beginnt auch bei den langen Knochen mit spongiöser Substanz im Innern und bei den platten Knochen die Ossifikation perichondral.

Bei den **kurzen Knochen** setzt die enchondrale Verknöcherung vor der periostalen ein, oder beide beginnen zu gleicher Zeit. Das letztere konnte ich an den Wirbeln des Schweines und der Maus beobachten. Sobald hier innerhalb

des Knorpels der erste Knochenkern sichtbar wurde (Fig. 55 *e*), war auch schon unter dem Perichondrium eine dünne Knochenlamelle (Fig. 54 u. 55 *d*) sichtbar. Die Präparate von der Maus (s. Fig. 55) liefsen erkennen, dafs entweder das Einwachsen des periostalen Bildungsgewebes in den Wirbelkörper nur vom Wirbelkanale oder von diesem und der entgegengesetzten Seite, der ventralen Wirbeloberfläche aus erfolgte; immer aber war die Neigung dazu an der erstgenannten Stelle eine gröfsere. Beim Schwein war es die Zwischenwirbelfläche, von welcher aus das periostale Gewebe einwucherte, um zunächst den Wirbelkörper und danach den Wirbelbogen zur Verknöcherung vorzubereiten.

Die Verkalkung des Knorpels und die nachfolgende Einschmelzung erfolgt wie bei den Epiphysen der Röhrenknochen. Die enchondrale Verknöcherung

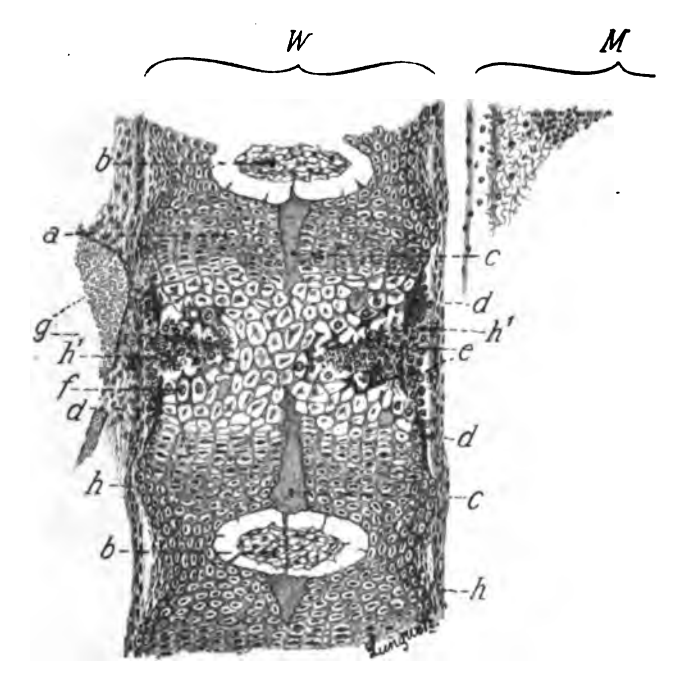


Fig. 55. Längsschnitt durch den Rückenwirbelkörper eines ausgebildeten Embryos von der Maus, die Einwucherung periostalen osteoblastischen Gewebes zeigend. *W*) Wirbelkörper, *M*) Medullarrohr, *a*) Knorpelgewebe, *b*) intervertebrale Anschwellung der Chorda, *c*) Chorda dorsalis, *d*) periostaler Knochen, *e*) enchondraler Knochen, *f*) in geöffnete Knorpelkapsel eingewucherter Osteoblast, *g*) Blutgefäfse, *h*) Periost, h^1) osteoblastische Periostschicht. Vergr. Zeifs. D. Oc. 2. (Wirbelsäule aufrecht stehend gedacht.) Nach einem Präparat von Zietzschmann.

erstreckt sich auch hier von einem oder mehreren Verkalkungspunkten aus nach allen Seiten, wie denn auch die auf die Knorpelmasse abgelagerte Knochensubstanz zum grofsen Teile während des Lebens erhalten bleibt.

Bei der enchondralen Ossifikation geht also das Knorpelgewebe nicht direkt in Knochengewebe über, sondern an Stelle des ursprünglichen Knorpels entsteht ohne Beteiligung des letzteren der Knochen. Diesen Vorgang nennt man zum Unterschied von der Metaplasie Neoplasie (neoplastische Ossifikation).

b) Entwicklung der Bindegewebsknochen.

Die Bindegewebsknochen entwickeln sich nicht auf knorpeliger, sondern in bindegewebiger Grundlage aufsen im häutigen Primordialcranium; sie heifsen auch

Deck- oder Belegknochen oder auch sekundäre Knochen im Gegensatz zu den knorpelig vorgebildeten Primordialknochen.

Ähnlich wie im Perichondrium bei der periostalen Ossifikation, tritt auch hier im Bindegewebe ein weiches Bildungsgewebe auf, dessen netzförmig geordnete Faserzüge an einer Stelle verkalken. An diese sklerosierten Bindegewebsbündel lagern sich die aus embryonalen Zellen entstandenen und sich lebhaft vermehrenden Osteoblasten des Bildungsgewebes an. Dieselben erzeugen Knochensubstanz, welche sich gemäfs der Faserzüge zu netzartig verbundenen Bälkchen anordnet. Durch Wachstum des osteoblastischen Gewebes und fortschreitende Verknöcherung, sowie durch Vereinigung mehrerer benachbarter Knochenstückchen vermittels ihrer strahligen Ausläufer entsteht ein Knochenplättchen. Dasselbe wächst zunächst durch Bildung neuer Knochensubstanz an den Rändern und wird später durch Anlagerung jungen Knochengewebes an der inneren und äufseren Fläche dicker. Dabei werden die Maschen des ein Knochennetz darstellenden Plättchens infolge Anlagerung neuer Knochensubstanz an die Bälkchen, welche dabei dicker werden, enger. An der Aufsen- und Innenfläche bildet sich Periost, unter welchem feste und dichte Knochensubstanz entsteht. Von dieser Substantia compacta wird schliefslich die innere spongiöse Substanz, die Diploë mit ihren markraumartigen Höhlen eingeschlossen. Die Lücken in der Knochensubstanz werden zu Gefäfskanälen. Dieselben enthalten aufser den Gefäfsen Markzellen.

Zum Unterschied von dem enchondralen und periostalen Knochen hat man die Bindegewebsknochen auch intermembranöse Knochen genannt.

c) Entwicklung des Knochenmarks.

Das weiche fötale Mark entwickelt sich aus dem osteoblastischen Gewebe, welches zur Zeit der Ossifikation von dem Perichondrium aus in den Knorpel hineinwuchert. Es hat zu allererst den Charakter eines reich vaskularisierten embryonalen Bindegewebes und besteht aus Blutgefäfsen und Bindegewebszellen, die anfangs rundlich sind und ein bis zwei Kerne in einem leichtkernigen Protoplasma besitzen. Bei Beginn der Knochenbildung werden die den Wandungen der Markräume zunächstliegenden Zellen voluminöser und protoplasmareicher, legen sich jenen Wänden epithelartig an und bilden Knochensubstanz, sie heifsen daher Osteoblasten. Andere Zellen des fötalen Marks werden spindel- und sternförmig, anastomosieren miteinander und bilden Fibrillen; es entsteht auf diese Weise das zarte bindegewebige Stützgerüst für die anderen zelligen Elemente und für die Blutgefäfse des Markes. Auch die Fettzellen gehen aus den Bindegewebszellen des osteoblastischen Gewebes hervor; dahingegen scheinen die Markzellen, welche bald die Hauptmenge des Knochenmarks ausmachen, leukocytäre Zellen, also Abkömmlinge des Blutgefäfsinhaltes zu sein.

Nach Fenger können sich auch die eigentlichen Markzellen zu Fettzellen umwandeln.

Virchow, v. Braun, Klebs, Kassowitz u. a. lassen die Knorpelzellen zu Markzellen werden.

Während das Mark in den frühesten Entwicklungsstadien die Struktur eines durchsichtigen, gallertigen Bindegewebes besitzt (primäres Knochenmark, Hammar), bekommt es später ein ausgeprägt splenoides bezw. lymphoides Aussehen. Zur Zeit der Geburt sind die Fettzellen im Mark spärlich vorhanden. Dort wo dies auch nach der Geburt der Fall ist, also die Markzellen in überwiegender Zahl vertreten sind, sprechen wir von rotem Mark (Wirbel, Brustbein, Schädelbasis usw.), während wir in den Knochen, wo nach der Geburt die Fettzellen sich stark vermehren und die Markzellen verschwinden, das gelbe Mark vorfinden (Diaphyse der Gliedmafsenknochen).



9. Das Knochenwachstum.

Alle Knochen wachsen durch Apposition in die Länge, Dicke und Breite.

Das Längenwachstum der Röhrenknochen geht von dem Epiphysenknorpel aus, indem hier beständig Knorpelgewebe neu gebildet wird und die den Epiphysen und der Diaphyse zunächst gelegenen Schichten verknöchern.

Der Vorgang ist derselbe, wie er vorn bei der enchondralen Ossifikation beschrieben worden ist. Schliefslich verknöchert auch der Epiphysenknorpel, wenn die Wucherung der Zellen aufhört; Epi- und Diaphyse verschmelzen dann miteinander.

Am ossifizierenden Röhrenknochen ist das Perichondrium an der Knorpelfuge verdickt und der Knorpel selbst entsprechend vertieft, ringförmig eingeschnürt. Diese Vertiefung wird Ossifikationsgrube genannt (Fig. 51 *i*).

Das Dickenwachstum erfolgt durch Apposition vom Periost aus ebenso wie die fötale periostale Knochenbildung, so dafs die subperiostal gelegenen Lamellen die jüngsten und die inneren die älteren Lamellen sind.

Da junges, weiches Knochengewebe Flüssigkeiten leichter durchläfst, so färbt es sich auch stärker als die ältere Knochensubstanz. Beide Arten sind durch dieses tinktorielle Verhalten zu unterscheiden.

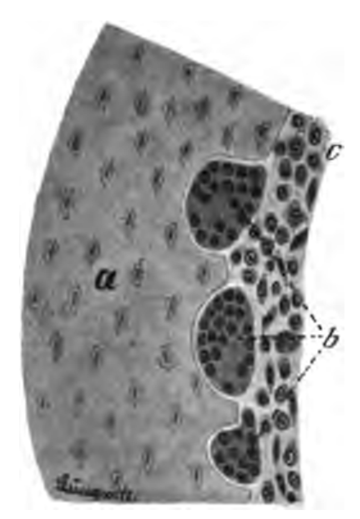


Fig. 56. Howshipsche Lakunen mit Ostoklasten. *a*) Knochen, *b*) Ostoklasten, in Lagunen liegend, *c*) Markzellen. Vergr. Zeifs. D. Oc. 2.

Die Bindegewebsknochen wachsen zunächst in die Fläche; erst später folgt das Dickenwachstum.

Ein interzelluläres (interstitielles) Wachstum erfolgt nur in geringem Grade an den in der Verknöcherung befindlichen jungen Skelettstücken. Die Knochenzellen liegen hier dichter beieinander als in älteren Knochen.

Mit der Verknöcherung des Knorpelskelettes sind die Lebensvorgänge in den Knochen nicht beendet. Während der Entwicklung und des Wachstums der Knochen laufen an denselben beständig **Resorptionsvorgänge** ab, so dafs gleichzeitig Neubildung und Zerstörung von Knochengewebe nebeneinander her gehen und in jedem wachsenden Knochen sowohl junges als auch altes Knochengewebe vorhanden ist. Zwischen beiden Arten finden sich Übergangsstufen.

Es ist bereits darauf hingewiesen worden, wie bei den knorpelig präformierten Knochen der ursprüngliche Knorpel aufgelöst wird, während gleichzeitig Knochensubstanz zur Neubildung gelangt. Ebenso findet auch eine Resorption fertiger Knochensubstanz statt. Und zwar entstehen dadurch die grofsen Markhöhlen im Innern der Röhrenknochen und die Markräume der Spongiosa. Es verschwindet so der ganze enchondral gebildete Knochen. Die Resorption betrifft auch die periostale Knochenmasse, so dafs nicht unerhebliche Mengen der letzteren zugrunde gehen und durch neue Lamellen vom Periost aus ersetzt werden.

Die bei allen Knochen an der Aufsenfläche stattfindende Wechselwirkung von Appositions- und Resorptionsvorgängen bedingen hauptsächlich die Gestalt der Knochen.

Auch in den Haversschen Lamellensystemen kommt die zuerst gebildete Knochensubstanz wieder zur Auflösung. Es entstehen dabei gröfsere unregelmäfsige Hohlräume, die Haversschen Räume (Haversian spaces von Tomes und de Morgan benannt), an deren Wänden wieder regelmäfsige Lamellengruppen jungen Knochengewebes zur Ablagerung gelangen. Dadurch

werden die Kanäle selbst enger, und ein neues Haverssches Lamellensystem ist entstanden.

Durch Resorption von den Haversschen Kanälen und von der Markhöhle aus entsteht die bleibende Substantia spongiosa. Hier erfolgt die Zerstörung der jungen Knochensubstanz so weit, daſs ein lockeres, schwammiges Gewebe übrig bleibt.

Überall wo Knochengewebe resorbiert wird, sind charakteristische Zellen, vielkernige bis 90 μ groſse Riesenzellen tätig. Es sind dies die Osteoklasten (Knochenbrecher) oder, wie sie Kölliker später nennt: Ostoklasten (Myeloplaxen, Robin). Dieselben liegen in kleinen und groſsen, rundlichen oder unregelmäſsigen grubigen Vertiefungen normaler Knochensubstanz, den Howshipschen Lakunen (Fig. 56) und zeichnen sich in der Jugend, gleich wie die jungen Osteoblasten, durch starke Basophilie ihres Protoplasmas aus (Askanazy). Durch die Tätigkeit der Ostoklasten vergröſsern sich diese Lakunen. Die Ostoklasten entstehen aus den Bindegewebszellen zunächst als junge Markzellen oder als Osteoblasten, die später die oben geschilderten Eigenschaften annehmen. Ebenso können sie sich nach abgeschlossenem Knochenwachstum wieder zu Osteoblasten und zu Markzellen zurückbilden. Vereinzelt bleiben sie auch erhalten; andere verschwinden ganz.

Beim Kalbe hat man Ostoklasten mit einem Saume von cilienartigen Anhängen (Wimperbesatz) gefunden.

Die Auflösung der Knochensubstanz erfolgt in der Weise, daſs organische und anorganische Substanz zu gleicher Zeit schwindet.

Dort, wo während des Wachstums eine Formveränderung an der Oberfläche durch Resorption stattfindet, sind auch Ostoklasten anzutreffen: an der Zahnfurche embryonaler Kiefer, an der Schädelhöhle, den Nasen- und Augenhöhlen, den Wirbelkanal begrenzenden Knochenpartien, an den Knochenhöckern, den Enden der Diaphysen der Röhrenknochen, an den Gelenkenden der kurzen Knochen u. a. m. v. Kölliker hat diese Stellen typische Resorptionsflächen genannt. In der Mitte derselben liegen die gröſsten Lakunen, nach den Rändern zu werden sie kleiner.

Literatur*). Nesbitt, R., Human Osteogeny explained in two lectures, read in the anatomical theatre of the surgeons in London 1731. — Du-Hamel, Sur le développement et la crue des os des animaux. Histoire de l'Acad. royale des Sciences. Paris. p. 355. 1742. — Mémoires sur les os. Ebenda. p. 87—146. 1743. — Deutsch, De penitiori ossium structura observationes. Diss. 1834. — Flourens, Recherches sur le développement des os. Annales des Sciences naturelles. T. 16, p. 233. 1841. — Hunter, J., Expériences et observations sur le développement des os. Traduites par Richelot. T. 4. 1841. — Bidder, Zur Histogenese der Knochen. Arch. f. Anat., Physiol. u. w. Med. von J. Müller. 1843. — Flourens, Recherches sur développement des os et des dents. Paris 1842. — Brullé et Huguény, Experiences sur le développement des os dans les mammifères et les oiseaux, faites au moyen de l'alimentation par la garance. Annales des sciences naturelles, III. Sér. Zoologie. T. 4. p. 283. 1845. — Watson, A., Bemerkungen über die Knochenbildung im Periosteum. Edinb. Journ. April 1845. Referat in Schmidts Jahrb. 1845. — Flourens, Nouvelles expériences sur la resorption de l'os. Annales des sciences naturelles T. 4, p. 105. 1845. — Rathke, Über die Entstehung des Knorpels und des Knochenmarkes. Notizen a. d. Gebiete d. Natur- u. Heilkde. 3. R. Bd. 1. 1847. — Donders, Holländische Beiträge zu den anatom. und phys. Ac. S. 56. 1848. — Mayer, G. H., Über die Bedeutung der Knochenkörperchen. Müllers Archiv S. 210. 1848. — Reichert, Bericht über die Fortschr. d. mikr. Anat. i. J. 1848. — Zur Kenntnis über d. Primordialschädel. Arch. f. Anat., Physiol. u. w. Med. v. J. Müller. 1849. — Meyer, H., Der Knorpel und seine Verknöcherung. Arch. f. Anat., Physiol. u. w. Med. von J. Müller. 1849. — Virchow, Einige neue Beobachtungen über Knochen- und Knorpelkörperchen. Würzburger Verhandlungen. S. 193. 1850 und S. 150. 1851. — Robin, Mém. de la société de Biol. S. 179. 1850. — Hoppe, Virchows Arch. V S. 178 und Dissertatio de cartilaginum structura. Berlin 1852. — Tomes und de

*) Die mit * versehenen Literaturangaben beziehen sich auf das Knochenmark.



Morgan, Observations of the structure and development of bone. Philosophical Transactions of the R. Society of London 1853. (Citiert nach Kölliker 54.) — Virchow, Virchows Archiv 1847 u. 1853. (Über d. periostale Knochenwachstum.) — Maier, R., Das Wachstum der Knochen nach der Dicke. Freiburg 1856. — Hein, R., De ossium medulla. 1856. — Baur, Müllers Archiv 1857. S. 347. — Fürstenberg, Müllers Archiv 1857. S. 1. — Freund, W. A., Beitr. zur normalen und path. Histologie der Rippenknorpel. Breslau 1858. — Müller, H., Über die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rhachitischer Knochen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 9. 1858. — Rouget, Journal de physiol. de Brown-Séquard 1858. I, p. 768. — Waldeyer, Über den Ossifikationsprozefs. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 1, S. 358. 1859. — Fick, L., Neue Untersuchungen über Ursachen der Knochenformen. Marburg 1859. — Lessing, S., Zur Histologie der Bindegewebsknochen. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 12. 1861. — Lieberkühn, Über die Ossifikation des hyalinen Knorpels. Reicherts und Du Bois Reymonds Archiv 1862. — Welcker, H., Untersuchungen über Wachstum und Bau des menschlichen Schädels. T. I. Leipzig 1862. — Billroth, Th., Über Knochenresorption. Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 2, S. 118. 1862. — Volkmann, R., Chirurgische Erfahrungen über Knochenverbindungen und Knochenwachstum. Virchows Archiv. Bd. 24. 1862. — Müller, H., Würzburger Naturwissensch. Zeitsch. S. 29. 1863. — Neumann, E., Ein Beitrag zur Kenntnis des normalen Zahnbein- und Knochengewebes. Leipzig 1863. — Gegenbaur, Über die Bildung des Knochengewebes. Jenaische Ztschr. für Medizin und Naturwissenschaft; Bd. 1, 1864 u. Bd. 3, 1867. — Lieberkühn, Beiträge zur Lehre von der Ossifikation. Reicherts u. Du Bois Reymonds Archiv. S. 614. 1864. — Derselbe, Über Knochenwachstum. Ibid. S. 598. 1864. — Robin, Ch., Note sur les éléments anatomiques appelés Myeloplaxes. Journ. de l'Anat. et de la Physiologie norm. et pathol. 1864, p. 80. — Derselbe, Sur les conditions de l'ostéogenie avec ou sans cartilage preéxistant. Ibid. 1864. p. 577. — Uffelmann, Zur Lehre vom Wachstum der Knochen. Deutsche Klinik 1864, Nr. 15—19, 37. — Landois, Zentralbl. f. d. med. Wissenschaft. Berlin 1865. Nr. 16. „Über die Ossifikation der Gewebe.“ Nr. 18. „Über den Ossifikationsprozefs.“ Nr. 32. „Über die Ossifikation d. Sehnen.“ — Müller, Zeitsch. f. wiss. Zoologie. Bd. 9, S. 165. 1865. — Waldeyer, Über den Ossifikationsprozefs. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 1, S. 354. 1865. — Ollier, Du Perioste. 1865. — Rauber, Vatersche Körperchen der Bänder und Periostnerven. München 1865. — Flourens, Note sur la reproduction de l'os et de la membrane médullaire par le perioste. Comptes rendus. L No. 12. Referat Zentralbl. f. d. med. W. No. 19. 1865. — Billroth, Th., Anatom. Beobacht. über d. normal. Knochenwachstum, über Periostitis und Caries. Arch. klin. Chirurgie. Bd. 6. 1865. — Landois, L., Unters. über die Bindesubstanz und den Verknöcherungsprozefs derselben. Z. f. w. Zool. Bd. 16. 1866. — Ollier, Traité expérimentale et clinique de la régénération des os et de la production artificielle de tissu osseux. T. I, Paris 1867. — Meyer, H., Die Architektur der Substantia spongiosa d. Knochen. Arch. für Anatomie, Physiologie u. wiss. Medizin. 1867. — Klebs, Über den Bau der festen Knochensubstanz. Zentralbl. f. d. med. Wissensch. S. 81. 1868. — Rauber, Über die Nerven der Knochen d. Vorderarmes und Untersch. München 1868. — Neumann, E., Über die Bedeutung des Knochenmarkes für die Blutbildung. Zentralbl. f. med. Wissensch. S. 689, 1868 und Arch. d. Heilkunde Bd. 10, S. 68*). 1869. — Wolff, J., Über Knochenwachstum. Vorl. Mitt. Berl. Klin. Wiss. Nr. 6, 7, 10. 1868. — Joseph, H., Über Zellen und Nerven der kompakten Knochensubstanz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6, S. 182. 1870. — Philippeaux et Vulpian, Note sur le mode d'accroissement des os longs. Arch. de Physiologie normale et pathol. T. 3, p. 531. 1870. — Wolff, J., Über innere Architektur der Knochen und ihre Bedeutung für die Frage vom Knochenwachstum. Virchows Archiv. Bd. 50, S. 389. 1870. — Ruge, C., Über cellulares und intercellulares (sog. interstitielles) Knochenwachstum. Virchows Arch. Bd. 49, S. 237. 1870. — Soboroff, Über die Howshipschen Lacunen. Zentralbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 16, S. 241. 1871. — Heitzmann, Studien am Knorpel und Knochen. Wiener med. Jahrb. 1872. — Kölliker, A., Die Verbreitung und Bedeutung der vielkernigen Zellen der Knochen und Zähne. Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. Bd. 2, S. 243. 1872. — Lieberkühn, Zur Lehre vom Knochenwachstum. Sitzungsber. d. Gesellschaft f. d. Förderung d. gesamt. Naturwissensch. zu Marburg 1872, S 40. — Strelzoff, Beiträge zur normalen Knochenbildung. Zentralbl. Nr. 29, S. 449. 1872. — Stieda, L., Die Bildung des Knochengewebes. Leipzig, Engelmann 1872. — Kölliker, A. v., Die normale Resorption des Knochengewebes und ihre Bedeutung für die Entstehung d. typischen Knochenformen. Leipzig 1873. — Derselbe, Dritter Beitrag zur Lehre von der Entwicklung („Über d. normale Wachstum d. Röhrenknochen d. Menschen usw.) der Knochen. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft in Würzburg. Bd. 4, S. 34. 1873. — Wegner, C., Myeloplaxen und Knochenresorption. Virchows Archiv. Bd. 56. 1873. — Sharpey, Quain's Anatomy I. — Ollier,

Recherches sur le mode d'acroissement des os. Archive de Physiologie normale et pathologique. p. 1. 1873. — Strelzoff, Z., Über die Histogenese d. Knochen. Untersuchung. aus d. patholog. Institut zu Zürich. Von C. J. Eberth. Leipzig 1873. — Derselbe, Zur Lehre von der Knochenentwicklung. Zentralbl. für d. med. Wissensch. Nr. 18. S. 272. 1873. — Kölliker, A., Knochenresorption und interstitielles Knochenwachstum. Verhandl. der phys.-med. Gesellschaft in Würzburg 1874. — Rustizky, Untersuchungen über Knochenresorption und Riesenzellen. Virchows Arch. Bd. 59, S. 202. 1874. — Wolff, J., Zur Knochenwachstumsfrage. Virchows Archiv. Bd. 61. 1874. — Wegener, Über das normale u. pathol. Wachstum der Röhrenknochen. Virch. Arch. Bd. 61. 1874. — Ceccherelli, A., Unters. kranker Knochen. Med. Jahrb. 1874. — v. Ebner, Über den feineren Bau der Knochensubstanz. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 72, Abt. 3, Juli 1875. — Heuberger, A., Ein Beitrag zur Lehre von der normalen Resorption und dem interstitiellen Wachstum d. Knochengewebes. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. 8, S. 19. 1875. — Wolff, Untersuchungen über d. Entwicklung des Knochengewebes. Diss. Dorpat 1875. — Murisier, Über die Formveränderungen, welche der lebende Knochen unter d. Einfluſs mechan. Kräfte erleidet. Arch. f. exper. Pathologie u. Pharm. Bd. 8. 1875 (zitiert nach Pommer). — Ranvier, L., Des préparations du tissu osseux avec le bleu d'aniline insoluble dans l'eau et soluble dans l'alcohol. Travaux Lab. Histol. 1875. — Virchow, R., Über Bildung und Umbildung von Knochengewebe im menschlichen Körper. Berl. klin. Wochenschr. Nr. 1, 2. 1875. — Stieda, L., Studium über die Entwicklung der Knochen und d. Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11, S. 235. 1875. — Strelzoff, Über Knochenwachstum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875. — Schulin, Über das Wachstum der Röhrenknochen. Marburger Sitzungsber. Nr. 3 1875 und Zentralblatt Nr. 12, S. 214. 1876. — Schöney, L., Über den Ossifikationsprozeſs bei Vögeln und die Neubildung von rothen Blutkörperchen an der Ossifikationsgrenze. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876. — Schwalbe, Über die Ernährungskanäle d. Knochen und das Knochenwachstum. Zeitschr. für. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 10. 1876. — Arnold, Über die Abscheidung des indigschwefels. Natrons im Knochengewebe. Virchows Arch. Bd. 71. 1877. — Steudener, Beiträge zur Lehre von der embryonalen Knochenentwicklung und dem Knochenwachstum. Halle 1877. Abh. d. naturf. Gesellsch. — Budge, A., Die Lymphwurzeln der Knochen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13, S. 87. 1877. — Busch, F., Die Knochenbildung und Resorption beim wachsenden und entzündeten Knochen. Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 21, S. 151. 1877. — Maas, H., Über d. Wachstum u. d. Resorption d. Röhrenknochen. Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 20. 1877. — Bidder, Experimentelle Beiträge u. anatom. Unters. zur Lehre von der Regeneration des Knochengewebes usw. Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 22. 1877. — Ranvier, Technisches Lehrbuch d. Histologie, übersetzt v. Nicati und v. Wyfs. Leipzig. S. 292. 1877. — Schulin, Über Architektur des Knochengewebes. Zeitsch. für Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 2, S. 198. 1877. — Schwalbe, Über die Lymphwege d. Knochen. Zeitschr. für Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 2, S. 131. 1877. — Busch, F., Über den Wert der Krapp-Fütterung als Methode zur Erkennung d. Anbildung neuer Knochensubstanz. Arch. f klin. Chirurgie. Bd. 22, S. 329. 1878. — Ziegler, E., Über Proliferation, Metaplasie und Resorption des Knochengewebes. Virch. Arch. Bd. 73. 1878. — Helferich, H., Zur Lehre vom Knochenwachstum. Zentralbl. für d. med. Wissensch. Nr. 6, S. 101. 1878. — Orth, Kursus der normalen Histologie. Berlin 1878. — De Burgh-Birsch, Zentralbl. für d. med. Wissensch. Nr. 52, S. 945. 1879. — Ehrlich, Arch. f. Anat. u. Physiol. (physiol. Abt.) 1879.*) — Kassowitz, Die normale Ossifikation. Mediz. Jahrbücher 1879. — Julien, Ch., Recherches sur l'ossifikation du maxillaire inférieur etc. Arch. de Biol. Bd. 1. 1880. — Busch, Die drei Theorien der Knochenbildung. Verhandlung d. phys. Gesellschaft zu Berlin. Nr. 1. 1879—80. — Rindfleisch, E., Über Knochenmark und Blutbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17. 1880.*) — Schwarze, Über eosinophile Zellen. Inaug.-Diss. Berlin 1880. — Ribbert, Über senile Osteomalacie und Knochenresorption im Allgemeinen. Virch. Arch. Bd. 80. 1880. — Chevassu, Archiv de Physiologie. No. 2, p. 197. 1881. — Pommer, G., Über die lakunäre Resorption in erkrankten Knochen. Sitzgsber. d. Kais. Akad. d. W. Bd. 83, III. 1881. — Kastschenko. N., Über die Genese und Architektur der Batrachierknochen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19. 1881. — Busch, F., Verteidigung der Osteoblastentheorie gegen einige neuere Angriffe. Arch f. Physiol. Du Bois Reymond. 1881. — Broesike, G., Über die feinere Struktur des normalen Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21, S. 695. 1882. — Lesshaft, Über die Ursachen, welche die Form d. Knochen bedingen. Virchows Archiv. Bd. 87, S. 262. 1882. — Feuerstach, W., Die Entwicklung der roten Blutkörperchen. Sitzgsber. d. k. Akad. in Wien. Bd. 88, Abt. 3, S. 356.*) — v. Recklinghausen, Über die feinere Struktur des normalen Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21, S. 695. 1882. — Toldt, C., Osteologische Mitteilungen. Lotos, Jahrb. f. Naturwissensch. Neue Folge.

Bd. 3—4. 1882. — Neumann, Das Gesetz der Verbreitung des gelben und roten Markes in den Extremitätenknochen. Zentralbl. med. Wiss. 20. Jahrg. 1882.*) — Pommer, Über die Osteoblastentheorie. Virch. Arch. Bd. 92, S. 296. u. 449. 1883. — Arnold, Beobachtungen über die Teilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weifsen Blutkörperchen. Virch. Arch. Bd. 93. 1883 und Bd. 97. 1884.*) — Brösicke, Über die sog. Grenzscheiden d. Knochenkanalsystems, nebst Bemerkungen über die Keratinsubstanz. Arch. f. m. Anat. Bd. 26, S. 88. 1885. — Werner, Über Teilungsvorgänge in den Riesenzellen des Kaninchenknochenmarkes. Virch. Arch. Bd. 105*). — Egger, G., Experimentelle Beiträge zur Lehre vom interstitiellen Knochenwachstum. Virchows Arch. Bd. 99. 1885. — Tafani, A., Il tessuto delle ossa. Le fibre perforanti o dello Sharpey. Referat. Jahresb. von Virchow und Hirsch. 1885. — Kölliker, A. v., Über den feineren Bau des Knochengewebes. Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. Nr. 3, 1886. — Ladowsky, M., Einige Untersuchungen über die Entwicklung d. Knochengewebes. Petersburg 1886. — Lilienberg, J., Beiträge zur Histologie des Knochengewebes, Memoir. de l'acad. imp. scienc. de St. Petersbourg T. 33 Nr. 2. 1886. — Radsimowsky, J., Über die Knochenbildungsfähigkeit des Knochenmarks d. Röhrenknochen. Eine experiment. Unters. 1886. — Ehrlich, Charité-Annalen. Bd. 12. 1887.*) — Denys, La structure de la moëlle des os et de la genèse du sang chez les oiseaux. La Cellule T. 4. 1887.*) — Ellenberger, Vergleichende Histologie der Haussäugetiere. 1887. — Drogoul, Sul processo normale di ossificazione. Atti d. R. Accad. d. sc. d. Torino. V. 24, p. 264. 1888/89. — Schaffer, J., Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32, S. 266. 1888. — Lesser, F., Über histologische Vorgänge an der Ossifikationsgrenze mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Knorpellzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32, S. 213. 1888. — Bardeleben, K., Artikel „Knochen" in Real-Encyklopädie der ges. Heilk. — Retzius, G., Zur Kenntnis der enchondralen Verknöcherung. Verh. d. Biol. V. Stockholm. Bd. 1, Heft 1, S. 5. — Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1888. — van der Stricht, O., Recherches sur la structure fondamentale du tissu osseux. Ann. et Bull. soc. de Méd. de Gand 1887 und 1889. — Zachariadès, P. A., Recherches sur la structure de l'os normal. C. s. hebdom. de la soc. de biol. S. IX. T. 1. 1889. No. 10, 13 und No. 35. — Zimmermann, W., Mit Anilinfarben imprägnierte Knochenschliffe. Verhandl. d. Anat. Ges. in Berlin. S. 142. 1889. — Bizzozero, Atrophie der Fettzellen des Knochenmarks. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 33. 1889.*) — Nouvelles recherches sur la moëlle des os chez les oiseaux. Arch. Ital. Biol. Bd. 14. 1891.*) — Ein historischer Rückblick auf die Entwicklung der Lehre von der blutbildenden Funktion des Knochenmarks. Dtsch. Med. W. Jg. 20, Nr. 8. 1893.*) — Mohr, Zur Kenntnis des Knochenmarks. Zeitsch. f. physiol. Chemie. Bd. 14. 1890.*) — Tornier, O., Das Knochenmark. Inaug.-Diss. 1900.*) — Hoyer, H., Zur Histologie des Knochenmarks. Zentralbl. f. d. med. Wiss. Bd. 4. 1890.*) — Matschinsky, Über d. Imprägnieren von Knochenschliffen mit Anilinfarben als Methode zur Untersuchung der Resorptionserscheinungen in wachsenden Knochen. Anat. Anzeiger. Nr. 12, S. 325. 1890. — Neumann, Über die Entwicklung roter Blutkörperchen im neugebildeten Knochenmark. Virchows Archiv. Bd. 119. 1890.*) — Tirelli, Il tessuto osseo studiato, colla reazione nera. Atti di R. Acad. dei Lincei Roma, Rendic., Vol 6, 2. sem., p. 24. 1890. — Enderlen, E., Fasern im Knochenmark. Anat. Anz. Bd. 6. 1891.*) — Matschinsky, Über normale Struktur der zylindrischen Knochen beim Menschen. St. Petersburg. Inaug.-Diss. 1891. (Russisch.) — Löwitz, M., Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den blutzellenbildenden Organen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38. 1891.*) — Scarpatetti, J. von, Über die eosinophilen Zellen des Kaninchenknochenmarkes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38. 1901.*) — Heidenhain, M., Über die Riesenzellen des Knochenmarks und ihre Zentralkörper. Sb. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. Nr. 8, S. 130. 1892.) — Matschinsky, N., Über das normale Wachstum d. Röhrenknochen des Menschen sowie einige Tatsachen, betreffend d. normalen Bau des Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. B. 39, 42, S. 151. 1892. — Nicolas, A., Développement et structure des os. Traité d'anatomie humaine publié sous la direction de P. Poirier. Paris 8. VII. et 530 pp. 1892. — Zschokke, Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratenskelettes. Zürich 1902. — Rjaschew, A., Untersuchung einiger auf die Entwicklung des Extremitätenskeletts d. Säugetiere sich beziehenden Fragen. Jurgew. 4°. (Russisch.) 1892. — Solger, B., Zur Kenntnis d. Wirkung des Äthylalkohols auf die Gewebe. (Knorpel und Muskelgewebe.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39, Heft 2, S. 343. 1892. — Freiberg, H., Experimentelle Untersuchung über die Regeneration der Blutkörperchen im Knochenmark. Dissert. Dorpat. 1892.*) — Vivante, Contributo allo studio della fina anatomia del tessuto osseo normale. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 9, S. 394. 1892. — Schaffer, J., Die Methodik d. histologischen Untersuchung d. Knochengewebes. Zeitsch. f. wiss. Mikrosk. Bd. 10, Heft 14, p. 179. 1893. —

Solger, B, Zur Kenntnifs der Röhrenknochen. Z. A. Jg. 17, Nr. 437, S. 1. 1893 u. 94. — Zachariadès, Note sur la structure de l'os. Z. f. wiss. Mikr. Bd. 10, Heft 4, S. 447. 1894. — Matschinsky, Studien über d. Struktur d. Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46, S. 290. 1895. — Petraroja, L., Sulla struttura del tessuto osseo. Atti d. R. Accad. dei Lincei, Anno 292. S. 5. Rendic. V. 4. Frc. 8, Semestra 2, p. 171. 1895. — Arnold, J., Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarks. Virch. Arch. Bd. 140, S. 411. 1895.*) — Über die feinere Struktur der hämoglobinlosen und hämoglobinhaltigen Knochenmarkzellen. Virch. Arch. Bd. 144.*) — Schulz, K., Das elastische Gewebe des Periostes und d. Knochen. Anat. Hefte. Bd. 6, S. 117. 1895. — Bouin, Note sur la coloration des cellules osseuses par la méthode chromoargentine chez „Anguis fragilis" nouveau né, Bibl. Anat. Ann. 4, p. 207. 1896 — Koller, H., Ist das Periost bindegewebig vorgebildeter Knochen im Stande, Knorpel zu bilden. Arch. f. Entwick.-Mechanik d. Organismen. 1896. — Roux, W., Über die Dicke der statischen Elementarteile und die Maschenweite d. substantia spongiosa d. Knochen. Zeitschr. f. orthopäd. Chirurgie. Bd. 4. 1896. — Ruprecht, M., Ein Verfahren zur Imprägnation der Knochenhöhlen und Knochenkanälchen mit Fuchsin, sowie einige Befunde an den nach diesem Verfahren hergestellten Präparaten. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskop. Bd. 13, S. 21. — Schaffer, J., Knochengewebe, Verknöcherung. Jahresber. Fortschr. Anat. Entwicklungsgesch. N. F. Bd. 2, S. 147. 1896. — Solger, B., Der gegenwärtige Stand d. Lehre von der Knochenarchitektur. — Markwedel, Die morphologischen Veränderungen der Knochenmarkzellen bei der eitrigen Entzündung. Beitr. z. path. Anat. u. allgem. Path. Bd. 22. 1897.*) — Kapsammer, G., Die periostale Ossifikation. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50, S. 315. 1897. — Janošik, J., Über die Knochenbildung; Sbornik lékařsky, Prag. — Röse, C., Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. 14, S. 21 u. S. 33. — Petraroja, L., Struttura della sostanza fondamentale ossea. Boll. Soc. di naturalisti Napoli. Vol. 12. 1898. — Böhm und von Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 1898. — Retterer, E., Origine et structure des ostéoblastes et du tissu osseux. Deux. note. C. R. Soc. biol. Par., Ser. X. T. 5. p. 361. — De l'ossification enchondrale. p. 389. — Schaffer, J., Bemerkungen zur Histologie d. Knochengewebes. Anat. Anz. Bd. 14, S. 429. 1898. — Schmidt, R., Vergleichend-anatomische Studien über den mechan. Bau der Knochen und seine Vererbung. Zeitschr. wissensch. Zoolog. Bd. 65, S. 65. 1898. — Spuler, Über die Verbindungskanälchen d. Höhlen d. Knochenzellen. Anat. Anz. Bd. 14, S. 289. 1898. — Foà, Beiträge zum Studium der normalen und pathol. Histologie des Knochenmarks. Zentralblatt f. allg. Path. und Path. Anat. Bd. 9. Nr. 20*). — Hirschfeld, Zur Kenntnis der Histogenese der granulierten Knochenmarkzellen. Virch. Arch. Bd. 153. 1898.*) — Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 1. 1899. — Albert, E., Über die Architektur der Knochenspongiosa. Wien. klin. Wochenschr. S. 1077. 1899. — Colquhoun, W., Some experiments one bone with methods of demonstrating the canaliculi Journ. Anat. and Physiol. London. Vol. 34. 1899. — Hansen, Fr. C., Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubst. Anat. Anz. Bd. 16, S. 417. 1899. — Kölliker, A., Studien über die normale Resorption d. Knochengewebes. Erinnerung. aus seinem Leben. Leipzig. S. 315. 1899. — Schmorl, G., Darstellung feiner Knochenstrukturen. Zentralbl. f. allg. Patholog. und pathol. Anatomie. Bd. 10, Nr. 19/20, S. 745. — Spuler, A., Beitrag zur Histogenese des Mesenchyms. Verh. Anat. Ges. 13. Vers. Tübingen. S. 13–16. 1899. — Gebhardt, F. A. M. W., Über funktionell wichtige Anordnungsweisen d. gröberen und feineren Bauelemente d. Wirbeltierknochens. I. Allgem. Teil. Zweiter Beitrag zur Kenntnis d. funktionellen Baues tierischer Hartgebilde. Arch. Entwickl.-Mech. Bd. 11, S. 383. Bd. 12, S. 1 und 167. — Ellenberger und Günther, Grundrifs der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 1901. — Szymonowicz, Lehrbuch der Histologie. 1901. — Sacerdotti, C., et Frattin, G., Sulla produzione eteroplastica dell' ossa. Giorn. Accad. med. Torino, A. 64, p. 825. 1901. — Sulla struttura delgi Osteoblasti. Anat. Anz. Bd. 22, Nr. 1, S. 21. 1902. — Sfameni, A., Recherches anatomiques sur l'existence des nerfs et sur leur mode de se terminer dans le tissu adipeux, dans le perioste, dans le periochondre et dans les tissus qui renforcent les articulations. Arch. Ital. de Biol., Vol. 38, p. 49. 1902. — Askanazy, M., Über das basophile Protoplasma der Osteoblasten, Ostoklasten und anderer Gewebszellen. Zentralbl. allgem. Path. und path. Anat. Bd. 13, S. 369. 1902. — Renaut, J., Histologie et cystologie des cellules osseuses. Développement et caractères généraux des fibres osseuses C. R. de l'Assoc. des Anat. Montpellier. p. 216. 1902. — Schaffer, J., Über neuere Untersuchungsmethoden des Knochen- und Zahngewebes und Ergebnisse derselben. Zentralbl. Physiol. 4. Jan. 1902. — Hammar, Primäres und rotes Knochenmark. Anat Anz. Bd. 19, S. 567. 1901. — Ottolenghi, Sui nervi del midollo delle ossa. Atti R. Accad. Sc. Torino. No. 36, p. 611. 1901. — Retzius, G., Über Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Verh. Anat. Ges. 15. Vers. Bonn. S. 92. 1901*). — Derselbe,

Zur Kenntnis der Riesenzellen und der Stützsubstanz des Knochenmarkes. Biol. Unters., N. F., Bd. 10, Nr. 6, S. 37*). — v. Ebner, Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Auflage. Bd. 3. 1902.*) — Ziegler, Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie. 10. Auflage. 1902.*) — Hesse, Zur Kenntnis der Granula der Zellen des Knochenmarks bezw. der Leukocyten. Virch. Arch. S. 167. 1902.*) — Garmaschew, W. P., Veränderungen des Knochenmarks während des Wachstums. Diss. St. Petersburg. 1902. (Russisch.)*) — Schütze, A., Über die Unterscheidung von Menschen- und Tierknochen mittels der Wassermannschen Differenzierungsmethode. Deutsche med. W. Jahrg. 29, Nr. 4. 1903. — Kenyeres, B., und Hegyi, M., Unterscheidung des menschlichen und tierischen Knochengewebes. Vierteljahresschr. f. ger. Med., Folge 3, Bd. 25, Heft 2, S. 225. 1903.*) — Donati, A., Darstellung von Knochenkörperchen und ihren Ausläufern nach der Methode von Schmorl an macerierten Knochen. Zentralbl. allg. Path. u. path. Anat. Bd. 14. 1903. — Zietzschmann, O., Über die acidophilen Leukocyten (Körnerzellen) des Pferdes. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 21. 1904.*) — Brüning, Fr., Über das Auftreten des Fettes im Knochenmark in den ersten Lebensjahren. Diss. Freiburg i. B. 1903.*) — Lesbre, Éléments d'Histologie et de Technique microscopique. 1903. — Bürki, E., Die Synovialgruben des Rindes. Dissertation. Berlin 1904. — Stöhr, Lehrbuch der Histologie. 1905.

II. Die Muskeln.

Zum Unterschiede von den Knochen, den passiven Bewegungsorganen, hat man die Muskeln die aktiven Bewegungsorgane genannt, weil durch ihre Tätigkeit die Knochen bewegt werden und dadurch auch die Fortbewegung des ganzen Organismus zustande kommt. An dieser Ortsbewegung beteiligt sich nicht die gesamte Muskulatur des Tierkörpers, sondern nur ein Teil derselben, die sogenannte Skelettmuskulatur.

Wie die Knochen, so sind auch die Muskeln Organe, an deren Zusammensetzung sich verschiedene Gewebe beteiligen.

Das hauptsächlichste ist das Muskelgewebe.

1. Das Muskelgewebe.

Im Gegensatz zu den Grundsubstanzgeweben ist das Muskelgewebe ein Zellengewebe. Dasselbe hat die Fähigkeit, sich unter dem Einflufs von Nerven zusammenzuziehen, wobei seine Elemente kürzer und dicker werden, und sich wieder auszudehnen; es besitzt die Eigenschaft der Kontraktilität. Die Kontraktion erfolgt stets in bestimmter Richtung.

Gewebsformen. Es findet sich bei den Tieren in Form von einfachen Muskelzellen von verschiedener Gestalt, isoliert oder zu Netzen angeordnet, in Form von Fasern und Fasernetzen und schliefslich als quergestreifte, lange Muskelfasern, verzweigt und unverzweigt. Es bildet die Muskulatur der Eingeweide und diejenige des Skeletts.

Nach dem Bau des ganzen Gewebes und der spezifischen Gewebselemente läfst sich dasselbe bei den Haustieren einteilen in:

1. das glatte Muskelgewebe und
2. das quergestreifte Muskelgewebe, zu welchem gehört:
   a) das Gewebe der Herzmuskulatur.
   b) das Gewebe der Skelett-(Körper-)Muskulatur.

Wie oben angedeutet, hat das glatte Muskelgewebe und das Gewebe der Herzmuskulatur nichts mit den eigentlichen Bewegungsorganen zu tun. Aus Zweckmäfsigkeitsgründen, vor allem des Zusammenhanges wegen, sollen aber beide an dieser Stelle mit abgehandelt werden, während das

Nähere über den Herzmuskel in dem Kapitel über den Zirkulationsapparat einzusehen ist.

a) Das glatte Muskelgewebe (blasses, langgestreiftes, organisches, vegetatives Muskelgewebe).

Bau. Das Gewebe der glatten Muskulatur besteht aus langgestreckten, faserartigen, spindelähnlichen, membranlosen Zellen, welche sich gegen das Ende verjüngen, seltener am Ende sich teilen, zuweilen sich sogar verzweigen (kontraktile oder muskulöse Faserzellen, Kölliker). Die Zellen sind rundlich, leicht abgeplattet oder bandartig beschaffen, wenn sie in einfacher Lage oder in dünnen Schichten auftreten, oder sie sind kantig, vielseitig, wenn sie in grofsen Massen zusammengelagert sind. Ihre Länge schwankt zwischen 20 und 560 μ, ihre Dicke zwischen 4 und 22 μ.

P. Schultz fand die Fasern in der Muskelschicht des Magens im Mittel 300 μ lang, 6 μ breit beim Rind, 330 μ lang, 8 μ breit beim Schwein, 220 μ lang, 6 μ breit beim Schaf, 240 μ lang, 8 μ breit beim Hund, 250 μ lang, 8 μ breit bei der Katze, 190 μ lang, 4-6 μ breit beim Kaninchen und Meerschweinchen, 170 μ lang, 10 μ breit bei der Ente.

Im trächtigen Uterus werden die Muskelfasern hypertrophisch. Nach Rab erreicht die Vergröfserung der Zellen beim Rind im 5. und 6. Monat ihren Höhepunkt. Er fand sie im unbefruchteten Uterus im Durchschnitt 115 μ lang, gegen das Ende der Trächtigkeit dahingegen 750 μ lang.

Die glatten Muskelfasern treten als helle und dunkle Fasern mit zahlreichen Übergängen auf. Die ersteren sind schwach lichtbrechend, nehmen gewisse Farben schwer an und finden sich häufig in schlaffer Muskulatur; die letzteren verhalten sich umgekehrt und treten vermehrt in kontraktiler Muskulatur auf. Es scheinen somit die hellen erschlaffte Fasern, die dunklen kontrahierte Fasern zu sein.

Fig. 57. Glatte Muskelfasern aus der Muskelhaut des Magens. *a*) die stäbchenförmigen Kerne, *b*) die zugespitzten Enden der Zellen. Vergr. 250/1.

Jede Muskelzelle besteht, obgleich ihr Zelleib in frischem Zustande homogen erscheint, aus Fibrillen, einer Zwischensubstanz und einem Kern.

Die **Fibrillen** sind äufserst fein, bis 1 μ dick und daher schwer sichtbar. Sie verlaufen in der Längsrichtung der Faser, scheinbar sich untereinander verflechtend, anastomosierend, und geben der Muskelfaser ein leicht streifiges Aussehen. Sie sind gleichmäfsig durch die ganze Faser, gegen deren Ende hin sie an Zahl abnehmen, verteilt und sind selbst gleichmäfsig beschaffen. Doch werden neuerdings auch feine und grobe Fibrillen unterschieden.

Die bei der Färbung oft deutlicher sichtbaren peripheren Fibrillen der Randzone sind zum Unterschiede von den inneren „Binnenfibrillen" auch „Grenzfibrillen" genannt worden.

Die **Zwischensubstanz** verbindet die Fibrillen untereinander. Gleichmäfsig durch die ganze Zelle verteilt, enthält diese interfibrilläre, weiche Masse sehr häufig besonders im mittleren Teile der Zelle gelegene stark lichtbrechende Körnchen, die reihenförmig gestellt erscheinen. Die letzteren sollen am reichlichsten bei den Vögeln vorkommen.

Der **Kern** liegt in der Mitte der Zelle, ausnahmsweise dem einen Ende derselben etwas näher. Er befindet sich zwischen den Fibrillen, und zwar ist er in der Regel exzentrisch gelegen, der einen Seitenwand genähert, manchmal ihr direkt anliegend. Er ist stäbchenförmig bis längsoval, im Querschnitt rund oder elliptisch; bei den Säugetieren ist er im Mittel ca. 30 μ lang, bei den Vögeln ist er etwas kleiner. Die Kernkörperchen, von denen jede Zelle eins bis zwei enthält, sind kreisrund.

Münch beobachtete bei den Säugetieren an den Kernen eine deutliche Querstreifung. Er hält dieselbe für den Ausdruck spiraliger Windungen (Nukleinspiralen).

Die **Anordnung der Muskelfasern** ist eine verschiedene. Sie liegen entweder isoliert im Bindegewebe oder sie bilden einschichtige Membranen (Auskleidung der Innenfläche der Membrana propria in den Drüsen), oder es liegen mehrere Schichten übereinander (Darm); schliefslich sind sie auch zu Bündeln vereinigt. Bei der mehrschichtigen, flächenartigen Anordnung haben die Fasern einer Schicht gewöhnlich dieselbe Verlaufsrichtung, die einzelnen Schichten zueinander zeigen aber verschiedene Richtung. In den Bündeln liegen die Muskelfasern neben- und hintereinander, verlaufen entweder parallel oder kreuzen sich. Die Teilstücke der Enden verflechten sich auch. Die Bündel sind verschieden lang und dick und enthalten eine verschiedene Anzahl von Fasern. Sie verbinden sich wiederum in beliebiger Menge durch elastische Fasern, Gefäfse und Nerven führendes Bindegewebe zu Gruppen und gröfseren Massen. Querschnitte durch ein Muskelfaserbündel treffen die einzelnen Muskelzellen an verschiedenen Stellen, so dafs die Schnittfläche der letzteren ungleich grofs und verschieden in der Form, rund, oval und polygonal erscheint. Bei der einen Zelle ist der Kern getroffen, bei der anderen nicht. Die Abstände der einzelnen bald dunkleren, bald helleren Felder sind gering (Fig. 58).

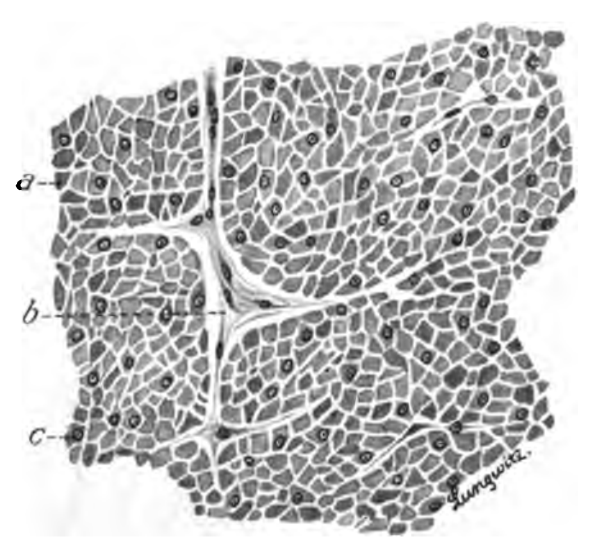


Fig. 58. Glatte Muskulatur vom Pylorus des Hundes. Querschnitt.
a) Muskelfaser (Muskelzelle). *b*) interstitielles Bindegewebe, *c*) Kern der Muskelzelle. Vergr. Zeifs. D Oc. 2.

Die **Verbindung der einzelnen Muskelzellen** geschieht durch Bindegewebe. Eine Zeitlang nahmen verschiedene Forscher niedrige Längsleistchen auf ihrer Oberfläche an, welche mit denen benachbarter Zellen zusammenstofsen und dazwischen langgestreckte anastomosierende Interzellularräume zustande bringen sollten. Andere wiederum sprachen von

schmalen protoplasmatischen Zellausläufen, von Interzellularbrücken, welche quer nach anderen Zellen verlaufen (Barfurth, Kultschitzky, Bohemann u. a.). Es hat sich aber ergeben, dafs diese Brücken, soweit sie sich nicht auf Schrumpfungserscheinungen zurückführen lassen, Bindegewebsbälkchen sind. Die Zellen haben eine vollkommen glatte Oberfläche und sind in ein zartes bindegewebiges Wabenwerk, welches das Bindemittel zwischen ihnen darstellt, eingebettet. Dieses interzelluläre Bindegewebe, das elastische Fasern enthält (Pick, Smirnow), ordnet

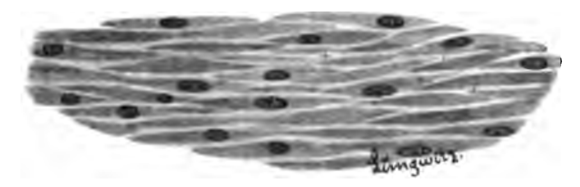


Fig. 59. Glatte Muskelfasern vom Pylorus des Hundes (schräg durchschnitten). Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

sich an der Oberfläche jeder Muskelfaser zu einer schlauchartigen Hülle an (Schaffer), die als ein dem Sarkolemma der quergestreiften Muskelfaser analoges Gebilde (Hoehl) anzusehen ist.

Chemisches und physiologisches Verhalten. Die glatten Muskelzellen bestehen aus dem sogenannten Muskelfibrin, einer stickstoffhaltigen, dem Blutfarbstoff ähnlichen Substanz, welche sich in verdünnter Salzsäure leicht auflöst. Zum Unterschiede von den quergestreiften Muskelfasern enthalten sie kein Myosin, weniger Wasser, ziehen sich unwillkürlich und träge zusammen, reagieren im tätigen Zustande neutral und werden beim Absterben nicht sauer (Du Bois-Reymond, Schultz). Verdünnte Säuren und starke Alkalisolutionen sind Lösungsmittel für die Zwischensubstanz; Alkohol, Säurelösung usw. bringt dieselbe zum Gerinnen.

Die Muskelzellen sind zuweilen mehr oder weniger mit fein- und grobkörnigem Pigment angefüllt (pigmentierte Muskelzellen).

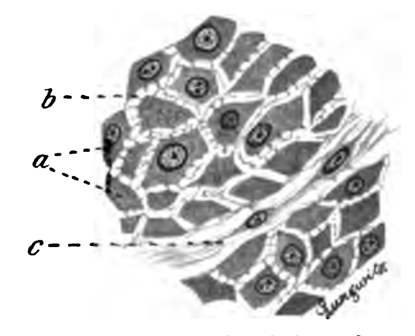


Fig. 60. Glattes Muskelgewebe. a) querdurchschnittene Muskelzellen, b) interzelluläre Verbindungen, c) interstitielles Bindegewebe. Pylorus vom Hund. Vergr. Zeifs. 1/12 Oc. 4.

Vorkommen. Es kommt vor in Form von einzelnen Zellen (Faserzellen) und von Faserbündeln in der äufseren Haut, z. B. in den Haarbälgen und Schweifsdrüsen, in den Schleimhäuten, im bindegewebigen Gerüst der Milz, der Lymphdrüsen, der corpora cavernosa u. a. m., in Form von Muskelhäuten (tunicae musculares) mit gleichlaufenden oder netzartig angeordneten Faserbündeln in der Wand der meisten Hohlorgane, derjenigen des Verdauungskanales vom Oesophagus bis zum Anus, in der Gallenblase, in den Respirationsorganen, der Trachea und den Bronchien, in den weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen, den Tubae uterinae, dem Uterus, der Vagina, der Tunica albuginea (Pferd), den

Ductus deferentes, den Vesiculae seminales, den accessorischen Geschlechtsdrüsen, in den Harnorganen, der Nierenkapsel (Rind, Schaf), den Nierenkelchen, dem Nierenbecken, in den Ureteren, der Harnblase, in der Urethra, in vielen Drüsenausführungsgängen, in den Wandungen der Blut- und Lymphgefäfse, in den Ciliar- und Irismuskeln des Auges usw.

An **Blut-** und **Lymphgefäfsen** ist die glatte Muskulatur reich. Die Kapillaren bilden zwischen den Fasern infolge ihrer vielfachen Anastomosierung Netze mit länglichen Maschen, welche nicht diejenige Regelmäfsigkeit besitzen, wie in der quergestreiften Muskulatur. Die Lagerung der Muskelfasern zueinander macht dies erklärlich (Fig. 61).

Die **Nerven** bilden um die Muskelbündel Plexus. Von diesen zweigen feine und feinste Fasern in die Bündel hinein ab und bilden, miteinander anastomosierend, feinmaschige Netze (intramuskuläre Netze) zwischen den Muskelfasern, welche die Terminalfibrillen abgeben. Diese enden mit einer leichten Verdickung und tragen auf ihrem Verlaufe kolbenartige, kurzgestielte und variköse Verdickungen, die in Beziehung mit der Muskelzelle treten und jedenfalls motorischer Natur sind. Aufserdem finden sich zwischen den Muskelzellen zahlreiche Ganglienzellen mit vielen fadenförmigen Ausläufern, welche ähnliche Verdickungen auf ihrem Verlaufe und an ihren Enden besitzen. Die letzterwähnten nervösen Organe bilden jedenfalls den sensiblen Nervenapparat der längsgestreiften Muskulatur. Seine Mächtigkeit dürfte die grofsen Schmerzen erklären, mit denen die Erkrankungen der Hohlorgane oft einhergehen (Schultz).



Fig. 61. Blutgefäfsverzweigung in der glatten Muskulatur. Muskelhaut vom Kaninchenembryo. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

Entwicklung. Die längsgestreiften Muskelfasern entwickeln sich aus embryonalen, eiförmigen Zellen, deren Protoplasma sich an den Polen in einen dünnen Faden auszieht. Der Charakter der Zelle ist zum Unterschied von den quergestreiften Muskelfasern beibehalten worden. Die in die Länge wachsenden embryonalen Zellen gehören gröfstenteils dem Mesoderm, seltener dem Ektoderm (Muskeln der Knäuldrüsen der Haut, Kölliker) und dem Endoderm (Lungen von Säugetierembryonen, Kölliker, Stieda) an.

b) Das quergestreifte Skelettmuskelgewebe (längs- und quergestreiftes Muskelgewebe).

Bau. Trotz der vielen und peinlichen Untersuchungen, denen das quergestreifte Muskelgewebe unterzogen worden ist, läfst sich nicht behaupten, dafs eine in jeder Beziehung zufriedenstellende Klarheit

über die Strukturverhältnisse dieses Gewebes besteht. Die meisten Untersuchungen sind an Muskeln der Evertebraten vorgenommen, und ihre Ergebnisse sind meist ohne weiteres auf die Wirbeltiermuskeln übertragen worden.

Sicher ist, dafs das quergestreifte Muskelgewebe aus meist rundlichen Fasern, den Fibrae musculares besteht, welche entweder an den Enden zugespitzt sind und sich so der Spindelform nähern, oder abgestumpfte, abgerundete oder schräg abgestutzte Enden haben und walzenförmig sind. Seltener kommen Teilungen der Enden vor. Letztere sind in einigen Zungen-, Augen- und Schlundmuskeln beobachtet worden. Länge und Dicke dieser Fasern ist eine sehr verschiedene; sie richten sich nicht

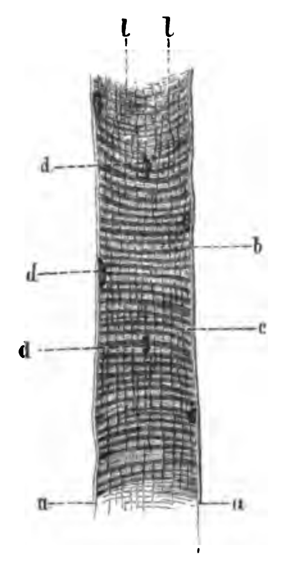


Fig. 62. Quergestreifte Muskelfaser. *a*) Sarkolemm, *b*) helle, *c*) dunkle Querstreifen, *d*) Muskelkerne, *l*) Längsstreifen.

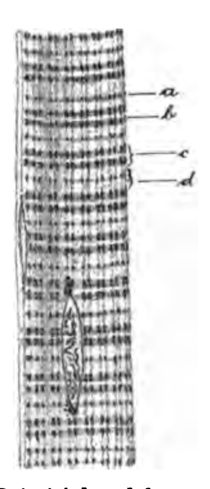


Fig. 63. Primitivbündel aus dem M. biceps brachii des Pferdes. *a*) Zwischenscheibe, *b*) Mittelscheibe, *c*) Schichten, welche den dunklen und *d*) welche den hellen Querstreifen bei schwächeren Vergr. entsprechen. Extendiert in Chrom-Essig-Osmiumsäure gehärtet; in 1 % Ameisensäureglyzerin untersucht. Vergr. Leitz. 1/20 homog. Immers. Oc. 0 (Tereg).

nur nach der Tierart, dem Alter, der Ernährung und der Entwicklung des Individuums, sondern variieren auch in demselben Tiere, in welchem sie unter anderem durch die Funktion (Übung) beeinflufst werden, so dafs man dünnfaserige und dickfaserige Muskeln unterscheidet. Selbst ein und derselbe Muskel weist oft erhebliche Differenzen zwischen den Fasern auf. Die gewöhnliche Länge beträgt 4—5 cm und schwankt zwischen 1 und 12 cm, ihr Durchmesser beträgt 10 bis über 100 μ. In kurzen Muskeln reicht die Primitivfaser von einem Ende derselben bis zum anderen, in langen Muskeln endet sie am interstitiellen Gewebe.

Im allgemeinen wird der Umfang der Fasern bei grofsen Tieren, die gut genährt sind, gröfser als bei kleinen und schlechtgenährten gefunden. H a u c k fand bei Mensch und Hund Zunahme des Durchmessers der

Muskelfasern während des Wachstums und geringere Breite bei weniger Übung des Muskels.

Warringsholz untersuchte den M. masseter und M. pectoralis verschiedener Haussäuger und fand die quergestreiften Muskelfasern durchgehends dicker im pectoralis als im masseter. Die stärksten Fasern hatte das Schwein, wo im pectoralis solche von 143 μ Durchmesser ermittelt wurden. Die Stärkeverhältnisse unterlagen ständig erheblichen Schwankungen, z. B. differierten sie im pectoralis der Rinder zwischen 28 und 84 μ.

Schon mit schwacher Vergröſserung bemerkt man an den Muskelfasern eine **Querstreifung** und bei starker Vergröſserung auch eine **Längsstreifung.** Eine jede Faser besteht aus Fibrillen, sie stellt also ein Fibrillenbündel (Muskelprimitivbündel) dar, welches von einer gemeinschaftlichen Hülle umschlossen wird (s. Fig. 62, 63 u. 64).

Die Deutlichkeit der Streifung schwankt bei den verschiedenen Tieren, ja selbst in demselben Muskel.

Warringsholz fand die Muskulatur bei Pferd und Schwein am deutlichsten quergestreift, weniger deutlich bei Schaf und Rind. Bei dem letzteren Tier übertraf die Längsstreifung die Querstreifung. Es befanden sich beim Rind und Schaf gröſsere Sarkoplasmamengen zwischen den Fibrillen als beim Pferd und Schwein, was jedenfalls die geringere Querstreifung erklärt.


Fig. 64. Primitivfaser mit durchrissenem Inhalte u. gedrehtem, nicht zerrissenem Sarkolemmaschlauche (a).

Schlieſslich kommen in den Muskelfasern Zellkerne in groſser Zahl vor. Diese letztere Eigenschaft im Verein mit der beträchtlichen Länge und der Umhüllungsmembran unterscheidet das quergestreifte Gewebe der Skelettmuskulatur von dem ebenfalls quergestreiften Herzmuskelgewebe.

An jeder **Muskelfaser** läſst sich demnach unterscheiden die Faserhülle oder Membran, der kontraktile Faserinhalt und die Zellkerne.

Die **Membran,** das Sarkolemma oder Myolemma, ist ein feines, durchsichtiges, elastisches Häutchen, das dem Faserinhalt dicht anliegt, ihn schlauchartig umhüllt und auch das Ende der Faser nach der am meisten vertretenen Ansicht vollständig umschlieſst.

Das Sarkolemma, welches fast allgemein als strukturlos geschildert wird, ist erst deutlich sichtbar, wenn es sich vom Inhalt abhebt, wenn es mechanisch abgerissen wird oder wenn der Inhalt abreiſst. Es bewirkt, daſs die Muskelfaser scharf konturiert erscheint.

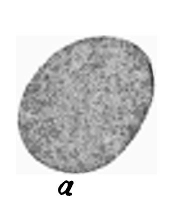
Martinotti neigt dazu, das Sarkolemm, weil es die Reaktion der elastischen Fasern zeigt, als aus sehr feinen elastischen Fibrillen bestehend anzusehen, welche quer zur Muskelfaser verlaufen, sich teilen, untereinander anastomosieren und auf diese Weise ein netzartiges Häutchen bilden.

Der **Muskelfaserinhalt** ist weich und besteht, wie oben bereits angedeutet, aus dicht zusammenliegenden kontraktilen Fibrillen, dem Myoplasma (Durante), welchem jedenfalls die Fähigkeit der Kontraktion allein zukommt, und aus einer Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, in welches die ersteren gleichsam eingebettet sind,

welches sie trennt bezw. miteinander verbindet. Die Gesamtmasse der Fibrillen ist bei den Säugetieren in einer Muskelfaser geringer als diejenige der Zwischensubstanz.

Nach Schiefferdecker beträgt die Gesamtmasse des Myoplasmas in einer Faser beim Hund wie beim Menschen ca. $^1/_6$ bis $^1/_4$ der Gesamtmasse der ganzen Faser.

Auf dem Querschnitte der Fasern treten die Fibrillen bei der mikroskopischen Untersuchung mit starker Vergröfserung als feine, dicht beieinander liegende Pünktchen auf (Fig. 65) — Fibrillenfelderung (Schaffer). Mehrere Fibrillen können durch das Sarkoplasma zu Fibrillenbündelchen innerhalb der Faser vereinigt sein, den Muskelsäulchen (Kölliker). Infolge dieser ungleichmäfsigen (gruppenweisen) Verteilung der Fibrillen ergibt der Faserquerschnitt eine anderweite Felderung — Säulchenfelderung (Schaffer). Ein jedes polygonale Feld entspricht einem Muskelsäulchen. Die Form dieser Felder ist eine wechselnde.



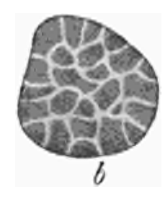


Fig. 65.
a) Querschnitt durch eine helle Faser (Fibrillenfelderung),
b) Querschnitt durch eine dunkle Faser (Säulchenfelderung). Ellenberger-Günther.

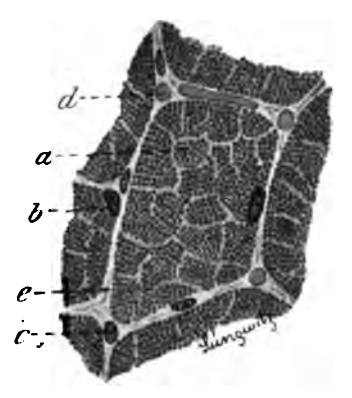


Fig. 66. Quergestreifte Muskelfasern im Querschnitt; eine ganz, sechs teilweise sichtbar. Vom Hund. Säulchenfelderung. *a*) Muskelsäulchen, *b*) Muskelkern, *c*) Bindegewebskern, *d*) Blutkapillare, *e*) Faserperimysium. Vergr. Zeifs. $^1/_{12}$. Oc. 4.

Die Fibrillen sind 1 bis 2 μ dick und verursachen die **Längsstreifung** der Muskelfaser.

Dieselbe ist aufserdem auch **quergestreift,** sie erscheint gleichsam aus hellen und dunklen Bändern zusammengesetzt, von denen die letzteren im polarisierten Lichte betrachtet, doppelbrechend, anisotrop und die ersteren einfach brechend, isotrop sich erweisen. Es stellt somit eine jede Primitivfibrille eine Längsreihe von isotropen und anisotropen Abschnitten dar. Durch die Nebeneinanderlagerung gleichartiger Abschnitte entsteht die Querbänderung der Muskelfaser.

Die genauere Untersuchung einer Muskelfibrille läfst häufig in der Mitte der dunklen Bänder, der Querscheiben Rollets (*Q*), einen helleren Streifen, Mittelscheibe von Hensen und Merkel genannt (*M*), und in den isotropen Querbändern (*J* nach Rollet) einen schmalen anisotropen Streifen, Zwischenscheibe Engelmann (*Z*) oder Krause-Amicischer Streifen (Grundmembran Krause. Endscheibe Merkel) genannt, erkennen. *Z* teilt demnach *I* in zwei helle Bänder, von denen ein jedes

durch eine weitere helle Scheibe, die Nebenscheibe (N) abermals in zwei helle Bänder zerlegt wird, in I im engeren Sinne, welches an die Querscheibe, und in E, das an die Zwischenscheibe angrenzt (s. Fig. 67). Aufserdem wird zuweilen in der dunklen Querscheibe (Q) zu beiden Seiten von M eine hellere Zone beobachtet. Diese Aufeinanderfolge von hellen und dunklen Bändern und ihr Abstand voneinander ist sehr wechselvoll und jedenfalls von dem jeweiligen Kontraktionszustande der Faser und anderen Einflüssen abhängig. In einer Gruppe benachbarter Fasern sind die hellen und dunklen Bänder I und Q verschieden deutlich. Hier lassen die isotropen Bänder der einen Faser die dunkle Zwischenscheibe Z auffallend erkennen, eine andere benachbarte Faser tut dies weniger deutlich, dagegen ist bei derselben Vergröfserung die helle Zone in der dunklen Querscheibe genau erkennbar. Die Nebenscheibe (N) ist bei den Haussäugetieren sehr zart und liegt meist dicht bei Z. Jedenfalls ist dies der Grund, weshalb sie bei ihnen selten gesehen worden ist. Warringsholz beobachtete sie im M. pectoralis des Pferdes und im M. masseter und M. pectoralis des Schweines.

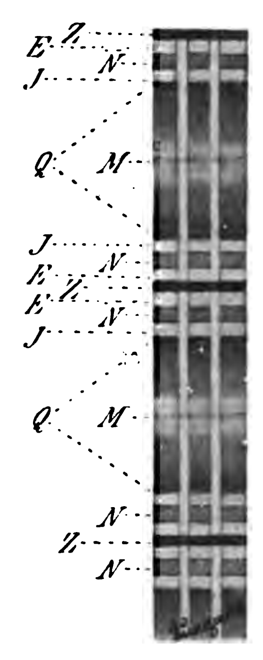


Fig. 67. Schema der Querstreifung. Drei Fibrillen. Z = Zwischenscheibe, Q = Querscheibe, M = Mittelscheibe, N = Nebenscheibe.

Bowmann zerlegte mittels Alkohols die Muskelfasern in Scheiben, welche den anisotropen Querbändern entsprachen, und nannte sie Discs. Die sämtlichen Fibrillen einer Muskelfaser nehmen an der Bildung einer derartigen Scheibe teil. Die letztere besteht aus kleinen Fleischteilchen (sarcous elements). Durch An- und Aufeinanderreihen dieser Fleischteilchen kommt die Fibrille zustande. Brücke läfst die sarcous elements aus kleinsten doppelbrechenden Teilchen, den Disdiaklasten, zusammengesetzt sein.

Nach Mac. Dougall sind die Fleischteilchen der Fibrillen, die Sarcomeres der Sarcostyles, durch transversale Septa voneinander geschieden, welche, wie ihre Seitenwände, durch Membranen gebildet werden. Der Hohlraum einer jeden Sarkomere zerfällt durch elastische Quermembranen in vier Abteilungen, die eine flüssige Substanz enthalten.

Die Aufeinanderfolge der verschiedenen stärker und schwächer lichtbrechenden Substanzen erlaubt uns, als einzelne Teilstücke der Muskelfibrillen (physiologische Muskelelemente, Metameren) die zwischen den Enden oder Zwischenscheiben gelegenen Abschnitte aufzufassen. Krause bezeichnet dieses mathematisch genau aufgeteilte Muskelsegment als Muskelkästchen und nennt sämtliche Muskelkästchen eines Querbandes der Muskelfaser Muskelfach. In der Höhe der sogenannten Muskelfächer kommen bei den Haussäugetieren erhebliche Unterschiede nicht vor (Engelmann). Warringsholz kann das bestätigen, indem er diese in den Fasern bei Pferd, Rind, Schaf und Schwein 1,5 bis 2,2 μ hoch fand; bei dem Schweine beobachtete er die höchsten Muskelfächer.

Die Art der Abgrenzung der Krauseschen Muskelkästchen untereinander und ihre Teilstücke, vor allem die Frage, ob dies durch Membranen geschieht, bedarf noch der Klärung.

Krause nannte die Zwischenscheibe Grundmembran. Für die Beibehaltung dieser Bezeichnung tritt neuerdings Heidenhain ein, weil er auf Grund seiner Untersuchungen davon überzeugt ist, dafs der Streifen Z durch das ganze Primitivbündel hindurchläuft und damit die Querverbindung der Fibrillen herstellt. Auch nach Schiefferdecker verbindet der Z-Streifen, welcher mit dem Sarkolemm jedenfalls zusammenhängt, die Fibrillen untereinander, ob alle, ist nach ihm noch zweifelhaft. Dafs der Z-Streifen von einer Fibrille zur andern geht, habe ich an der Muskulatur vom Hund beobachtet. Die feinen Fibrillen und die quer durch das Fibrillenbündel durchlaufenden Grundmembranen lassen das letztere, von der Seite gesehen, als ein Gitter mit rechtwinkligen Maschen erscheinen. Nach Heidenhain läuft auch die Mittelscheibe M quer durch die ganze Muskelfaser; er nennt sie deshalb Mittelmembran. Warringsholz geht noch weiter, indem er auch von N, der Nebenscheibe, behauptet, dafs sie eine Querverbindung der nebeneinander gelegenen Fibrillen unterhält.

Nach dem Gehalt an Sarkoplasma und an Kernen lassen sich helle und trübe Fasern unterscheiden. In den Muskeln ist entweder nur die eine oder die andere Art vertreten, oder es sind beide vorhanden. Hiernach lassen sich weifse Muskeln (mit hellen Fasern) und rote Muskeln (mit trüben Fasern) unterscheiden. Das Kaninchen besitzt besonders scharf getrennte weifse (Mm. adductor magnus, biceps femoris, cruralis u. a. m.) und rote Muskeln (Mm. soleus, semitendinosus, masseter, zygomaticus).

Die weifsen Primitivbündel sollen nach manchen Autoren deutlichere Querstreifung (Ranvier) und geringere Fibrillenstärke (Meyer) als die roten besitzen. Schiefferdecker konnte in dieser Hinsicht keine wesentlichen Unterschiede auffinden; er stellte aber bei den roten 2,15—2,83 % Kernmasse fest, bei den weifsen nur 0,8—0,9 %.

Oft enthält das Sarkoplasma zahlreiche gröfsere und kleinere blasse Körnchen in wechselnder, oft grofser Menge eingelagert, die interstitiellen Körner Köllikers. Auch Fettröpfchen finden sich in den Muskelfasern. In grofser Zahl vorhanden, können sie die Querstreifung verdecken. Beständig tätige Muskeln zeigen starken Gehalt an Fettröpfchen (Wallbaum).

Durante hält das Sarkoplasma, den an Menge geringeren Teil des Faserinhaltes, für die Muttersubstanz des gestreiften Inhaltes, des Myoplasmas. Der ersteren mifst er aufser der Eigenschaft als Kittsubstanz noch andere wichtige Funktionen, solche der Ernährung, des Schutzes und der Neubildung bei. Sie soll auf verschiedene Schädlichkeiten zeitiger und kräftiger als das differenzierte Protoplasma der Muskelfaser reagieren.

Die bläschenförmigen **Kerne** sind in der Muskelfaser in grofser Zahl vorhanden. Sie scheinen in den an die Sehnen anstofsenden Enden derselben zahlreicher vorzukommen als in den übrigen Teilen. Von Form oval, länglich oval, seltener kreisrund, liegen sie mit ihrer Längsachse in der Faserrichtung. Ihre Form und ihr Volumen kann in derselben Faser sehr wechseln. Sie besitzen eine Membran und 1 bis 3 und noch mehr Kernkörperchen von in der Regel verschiedener Gröfse. Warringsholz fand beim Pferd, Rind, Schaf und Schwein die Kerne 5 bis 14 μ lang, 2 bis 6 μ breit und die Kernkörperchen 1,5 bis 4 μ grofs. Bei den Haussäugetieren liegen die Kerne in der Regel dem Sarkolemma immer dicht an, sie sind also randständig, seltener innenständig. Ihr Inhalt ist nicht selten gekörnt.

Die zahlreichen Zellkerne berechtigen zu der Auffassung, dafs die quergestreifte Muskelfaser eine kontraktile Riesenzelle ist; das Sarkolemma würde dann als Zellmembran aufzufassen sein.

Chemisches und physiologisches Verhalten. Essigsäure, Kaliumbichromat und andere Reagentien vermögen die Muskelfasern in Fibrillen, Alkohol, Pikrinsäure, Chromsäure usw. in Querscheiben zu zerlegen. Das Sarkolemma ist sehr widerstandsfähig gegen Alkalien und Säuren.

Die beiden Eiweifskörper, aus denen in der Hauptsache die Muskelfaser besteht, sind das Muskelfibrin und das Myosin. Ersteres findet sich in der Fibrille, letzteres in dem Sarkoplasma. Der Gehalt der Fasern an Myosin, ihr Wasserreichtum, die Eigenschaft, dafs sie bei der Tätigkeit sauer reagieren, und die Art ihrer Kontraktion unterscheidet dieses Muskelgewebe von dem glatten Muskelgewebe. Die Muskelfasern kontrahieren sich willkürlich und zuckend; man spricht deshalb von einem Muskelgewebe mit rascher, willkürlicher Kontraktion.

Die Muskeln junger Tiere sind ärmer an Hämoglobin als die der erwachsenen. Die beständig tätigen Muskeln zeigen eine dunklere Farbe und sind reicher an Muskelhämoglobin als die blassen Muskeln. Der blasse Hautmuskel vom Rind enthält z. B. 0,6, die Lendenmuskeln 1,8, der Biceps 2,2 und das Zwerchfell 3,9 % Blut (Lehmann). Ähnlich verhält es sich mit dem Glykogengehalt. Derselbe war am höchsten im Zwerchfell, weniger hoch in der Lendenmuskulatur und besonders gering im Hautmuskel (Stern). Die roten Muskeln sind wasserreicher als die weifsen (Wörtz).

Entwicklung. Die quergestreiften Muskelfasern entwickeln sich aus rundlichen Embryonalzellen, den Myoblasten, auch Sarkoblasten genannt. Indem eine solche Zelle sich zuspitzt und in die Länge wächst und, indem der dicke Kern sich wiederholt teilt, entsteht eine Muskelfaser. Das grobkörnige Protoplasma der Embryonalzelle wird feinfasrig und z. T. zur Fibrille, z. T. zu Sarkoplasma. Die Fibrillen entstehen zunächst an der Peripherie der Zelle einzeln und in kleinen Bündeln, allmählich bilden sich auch im Innern derselben solche. Die Differenzierung des Protoplasmas schreitet immer weiter vorwärts, bis die Zelle ganz von quergestreiften Fibrillen ausgefüllt ist. Die Kerne vermehren sich lebhaft; sie liegen vielfach in Gruppen beisammen und wandern nach der Peripherie. Später erfolgt die Dickenzunahme der Zelle, und das Sarkolemma wird deutlicher. Jedenfalls ist dasselbe nichts weiter als die mitgewachsene Zellhülle.

Während der Entwicklung der Muskelfasern gehen viele Muskelzellen zugrunde. (Bardeen.)

Auch in der ersten Zeit nach der Geburt vermehren sich die Fasern der Skelettmuskeln, solange der mitotische Kernteilungsprozefs anhält. Die Muskelkerne vermehren sich alsdann durch Amitose in dem Mafse, als der Muskel in die Länge wächst.

Die quergestreifte Muskelfaser ist gewissermafsen ein vorgeschritteneres Entwicklungsprodukt der glatten Muskelzelle. Quer- und längsgestreifte Muskelfasern sind demnach anzusehen als gleiche, aber in verschiedenen Entwicklungszuständen befindliche Fasern.

Nach einer anderen Ansicht (Godlewski jun.) entwickeln sich die Skelettmuskelfasern der Säugetiere hauptsächlich durch Verschmelzung mehrerer Myoblasten, und nur wenige entstehen durch Wachstum einer einzigen Zelle. Nach dieser Auffassung ist also die Muskelfaser z. T. als einzige Muskelzelle, z. T. und zwar hauptsächlich ein aus mehreren verschmolzenen Zellen zusammengesetztes Gebilde. Der Fibrillenbildung geht das Auftreten von Körnchen voraus, die sich in Reihen ordnen. Letztere entstehen zuerst im Zentrum und verschieben sich alsdann peripherwärts. Nach G. entsteht die Primitiv-Schicht der Muskelfasern, indem sich kleinste plasmatische Körnchen aneinanderreihen und durch einen feinen plasmatischen Faden verbinden. Die kleinen Körnchen bedingen auch die Querstreifung, indem mit dem Wachstum der Fibrille eine Verdichtung in Abschnitten einhergeht und zwei differenzierte Substanzarten entstehen. Die isotrope und anisotrope Substanz besitzt hier noch verschiedene Dichtigkeitsgrade. Die Vermehrung der Fibrillen beruht auf einer Spaltung.

Nach dem Tode des Tieres verhalten sich die Muskelfasern während der Totenstarre wie lebende. Danach wird die Querstreifung undeutlicher, die Längsstreifung deutlicher, und es treten Körnchen im Faserinhalte, namentlich in den hellen Querbändern auf, welche meist aus Fett bestehen.

Vorkommen. Das quergestreifte Muskelgewebe findet sich in dem gröfsten Teile der gesamten Körpermuskulatur, denn es bildet sämtliche Skelettmuskeln. Aufserdem kommt es vor in den Hautmuskeln, in den äufseren Augenmuskeln, in den Ohrmuskeln, in der Zunge, im Schlundkopfe und Kehlkopfe, im Schlunde, im Mastdarme und in den Muskeln der Geschlechtsorgane.

c) Das quergestreifte Herzmuskelgewebe.

Wie das Skelettmuskelgewebe besteht auch das Herzmuskelgewebe, welches das Myokard bildet, aus längs- und quergestreiften Fasern von oft recht unregelmäfsigem Verlaufe, welche von einem zarten Perimysium umgeben sind, das stellenweise elastische Fasern enthält.

Die **Herzmuskelfasern** sind schmäler (bis 20 μ) und haben schwächere sowie dichter beisammenliegende Querstreifen als die Skelettmuskelfasern. Sie teilen sich. Indem die Teilstücke benachbarter Fasern zusammenfliefsen bezw. Fibrillenbündel der einen Faser in die Bahn einer anderen übertreten, kommen neue Fasern zustande, welche sich wiederum nach kurzem Verlaufe teilen. Die Fasern bilden auf diese

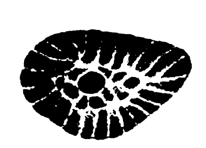


Fig. 68. Querschnitt durch eine Herzmuskelfaser



Fig. 69. Querschnitt durch ein Bündel von Herzmuskelfasern.

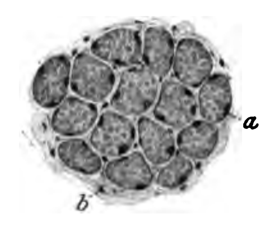


Fig. 70. Querschnitt durch ein Bündel von Skelettmuskelfasern.

a) Kern der Muskelfasern, *b*) Kern des Perimysium internum. (Ellenberger-Günther.)

Weise Plexus. Der gleichmäfsige Verlauf, wie ihn die Stammuskulatur zeigt, ist daher selbst dort nicht vorhanden, wo die Fasern in einer Richtung gelagert sind. Die Art ihrer Querstreifung gleicht derjenigen der Skelettmuskulatur.

Die Längsstreifung der Faser wird durch Fibrillen erzeugt, welche zu rundlichen, polygonal-prismatischen oder bandartigen Muskelsäulchen innerhalb der Faser vereinigt sind. Die Muskelsäulchen, welche im letzteren Falle auch Fibrillenblätter genannt werden, zeigen auf dem Querschnitte oft eine radiäre, dem Herzmuskelgewebe eigentümliche Anordnung (Fig. 68). Zwischen den Fibrillen liegt das Sarkoplasma. Dasselbe ist besonders reichlich vorhanden in der Umgebung des ovalen, längsgestellten Kernes, so dafs hier die Fibrillen fehlen. Der Kern liegt in der Regel in der Mitte, in der Achse der Faser (Fig. 69), zuweilen aber auch stark exzentrisch, aber immer im Innern und niemals der Oberfläche an. Das ihn umgebende helle Protoplasma enthält grobe, basophile Granula.

Bisher hat man angenommen, dafs die Herzmuskelfasern aus kurzen 60 bis 75 μ grofsen, zylinderförmigen Zellen, den Herzmuskelzellen, bestehen, welche mit ihren Grundflächen aneinandergekittet sind. Jede Faser sollte eine Zellreihe darstellen, an welcher die Zellgrenzen gewöhn-

lich nicht ohne weiteres erkennbar sind. Mit ihren Seitenzweigen sollten die Zellen untereinander sich verbinden. Jeder Zelle wurde ein Kern zugeschrieben. Die durch die Teilung der Zellen entstehenden feinen Spalten müfsten in diesem Falle genau hintereinander liegen wie die Zellen. Das ist jedoch nicht der Fall. Es folgt die zweite Spalte der ersten in einem gewissen seitlichen Abstande (s. Fig. 71).

Die Herzmuskelfaser ist als eine mehrkernige Faserzelle, wie die Skelettmuskelfaser, aufzufassen. Die bei Behandlung mit gewissen Reagentien (Silbernitrat, Chromsäure usw.) und bei gewissen Tinktionen auftretenden sogen. Trennungsgrenzen (Unterbrechungs- oder Verdichtungsstreifen) sind nicht Zellgrenzen, nicht Kittscheiben zwischen den Zellen, sondern eigenartige, an den Knotenpunkten des Plexus auftretende Veränderungen der Faser, welche der Erforschung noch bedürfen. Manche Autoren (Exner, Rollet, von Ebner) führen sie auf Schrumpfungskontraktionen zurück, welche beim Absterben entstehen; Heidenhain anderseits läfst von diesen „Schaltstücken“, wie er sie nennt, das Längenwachstum der Fasern ausgehen, und aus ihnen heraus neue Querstreifen entstehen.

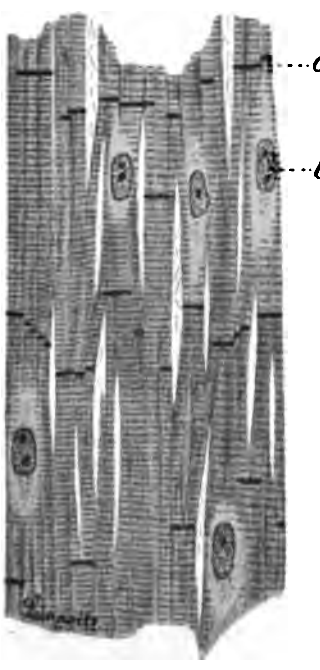


Fig. 71. Herzmuskelfasern (Längsschnitt). a) Schaltstücke, b) Kern. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

Jene Schaltstücke sind gewöhnlich niedriger als das Muskelfach und aus kurzen, parallel gestellten Stäbchen zusammengesetzt, welche in einer homogenen Zwischensubstanz liegen. Die Stäbchen gehen an beiden Enden in die einzelnen Muskelfibrillen über und machen den Eindruck, als wären sie Stücke der Fibrillen, welche im Präparate die Farbe stärker angenommen haben. Die Schaltstücke sind bei jungen Tieren weniger zahlreich vorhanden und treten, mit der Krauseschen Grundmembran zusammenfallend, in der Regel als einfache Querlinien auf. Bei älteren Tieren mit abgeschlossenem Wachstume sind sie zahlreicher und gehen entweder ebenfalls durch die ganze Dicke der Faser hindurch, oder sie betreffen nur wenige bezw. nur eine einzige der Fibrillen; sie erscheinen so treppenartig angeordnet und begrenzen ganz unregelmäfsige Segmente.

Marceau neigt dazu, in jenen „Schaltstücken“ oder „Stäbchenzonen“, wie sie auch genannt werden, kleine Sehnen zu vermuten. Er glaubt, dafs neben diesen Schaltstücken neue Querstreifen auftreten, welche, indem ihre Bildung bald auf der einen, bald auf der anderen Seite erfolgt, die Stäbchenzone treppenartig umformen.

Bereits Przewosky bemerkte eine fadenartige Differenzierung der Schaltstücke, und Renaut fand, dafs in ihnen die Fibrillen mit ihren Enden gegenseitig verbunden sind.

Solange man einkernige Herzmuskelzellen annahm, wurde den Herzmuskelfasern ein Sarkolemma abgesprochen. Die Annahme, dafs ein

solches vorhanden ist, hat neuerdings sehr gewonnen (Hoche, Heidenhain). Das Sarkolemma soll in Form einer protoplasmatischen Membran vorhanden sein, welche an der Oberfläche nicht, wie bei den Skelettmuskeln, zu einem elastischen Häutchen erstarrt ist. Dasselbe hängt kontinuierlich mit der Zwischenscheibe (Z) zusammen und hebt sich oft in zierlichen Bögen von der Unterlage ab.

Das Perimysium internum bildet zwischen den einzelnen Herzmuskelfasern ein zartes Bindegewebsgerüst, welches reich an Blutgefäfskapillaren ist. Zwischen den Faserbündeln ist das Bindegewebe reichlicher vertreten.

Bei den niederen Wirbeltieren sind die Herzmuskelfasern spindelähnlich; sie gleichen in dieser Beziehung den Fasern des glatten Muskelgewebes, mit denen die Herzmuskelfasern der Säugetiere aufser der Lage des Kerns die Unabhängigkeit der Kontraktilität vom Willen gemein haben.

Als **Purkinjesche Fäden** werden unter dem Endokard gelegene, graue, durchscheinende, netzartig geordnete Fasern bezeichnet, welche mit den Herzmuskelfasern zusammenhängen und von einer bindegewebigen, elastische Fasern enthaltenden Scheide umgeben sind. Diese von Purkinje 1845 entdeckten und von ihm besonders beim Schafe zahlreich aufgefundenen Fäden bestehen aus einer oder mehreren Reihen von polyedrischen Zellen, welche aus einer quergestreifte Fibrillen enthaltenden Wandschicht und aus einer zentralen, hellen Sarkoplasmazone bestehen. Zwischen beiden befindet sich oft eine feingranulierte Protoplasmamasse mit einigen feinen, scheinbar unvollkommen entwickelten Fibrillen. Die helle, zentrale Zone, welche in ihren Randpartien reich an Pigmentkörnchen sein kann, schliefst die bläschenartigen Zellkerne ein, von denen in der Regel einer oder zwei, selten mehr (bis vier) mit einem oder zwei Kernkörperchen vorhanden sind. Kittstreifen bezw. Schaltstücke, wie bei den Herzmuskelfasern, sind zwischen den Zellen nicht vorhanden. Die Verbindung derselben untereinander besorgen die Fibrillen der peripheren Zone, welche von einer Zelle ohne Unterbrechung in die andere übergehen. Diese Verbindung der Zellen bringt es mit sich, dafs die letzteren sich nicht so leicht isolieren lassen wie die Herzmuskelzellen.

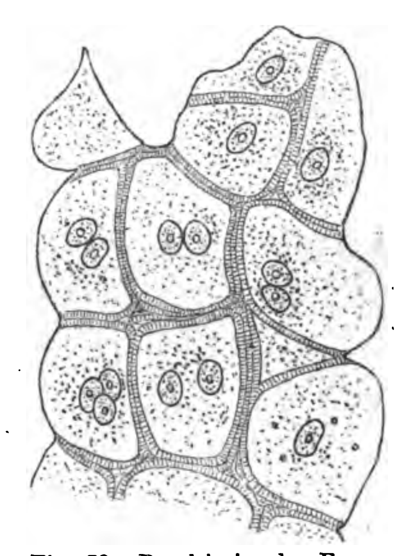


Fig. 72. Purkinjesche Fasern des Pferdeherzens. (Sufsdorf.)

Zwischen den eigentlichen Herzmuskelfasern und den Purkinjeschen Fäden gibt es viele Übergangsformen. Dieser Umstand, sowie die gröfsere Übereinstimmung beider Faserarten im embryonalen Zustande hat zu der Annahme geführt, dafs die Purkinjeschen Fäden Entwicklungsstadien der anderen darstellen. Zur Stützung dieser Ansicht sind weitere Forschungen nötig.

Die **Entwicklung** verhält sich wie diejenige der Skelettmuskelfasern. Auch bei den Herzmuskelfasern treten die Fibrillen zuerst an der Peripherie der Zellen auf. Sie vermehren sich durch Längsteilung. Vor der Geburt zeigen die Herzmuskel- und

die Purkinjeschen Fasern zusammenhängende Fibrillen ohne Trennungsstreifen. Die Vermehrung der Fibrillen hört bei den Herzmuskelfasern mit der Geburt auf, nicht aber das Wachstum. Die Purkinjeschen Fasern vermehren sich auch nach der Geburt.

Bei den **Vögeln**, speziell beim Hausgeflügel, sind die Herzmuskelfasern schwächer (Gans und Huhn 9 μ, Taube 7 μ) als bei den Säugern. Ihr Querschnitt ist kreisförmig oder elliptisch. Die Faserbündel sind zu Netzen mit sehr engen und langgestreckten Maschen verbunden. (Bei den Haussäugetieren sind die letzteren kürzer und breiter.) Die Fibrillen verlaufen ohne Unterbrechung durch die Fasern, so dafs Abschnitte (Zellen) wie bei den erwachsenen Säugern nicht zu unterscheiden sind. Die Struktur ist derjenigen der Fasern neugeborener Säuger gleich: fibrilläre Rindenschicht und zentrales Sarkoplasma mit Kernen, welche klein, am häufigsten 2,5 : 9 μ grofs sind (Marceau).

2. Die aktiven Bewegungsorgane.

Zu ihnen gehören die Muskeln und gewisse Hilfsorgane, die Fascien, Sehnen und Schleimscheiden.

a) Die Muskeln im besonderen.

Die quergestreiften Muskeln des aktiven Bewegungsapparates liegen unter der Haut über und zwischen den Knochen in Form von haut- oder strangartigen Gebilden. Sie treten mit den Knochen (Skelettmuskeln), mit der Haut und den inneren Organen in Verbindung.

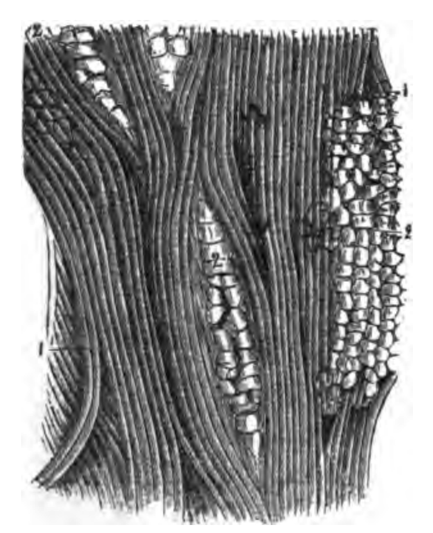


Fig. 73. Quergestreifte Muskulatur vom gemästeten Ochsen. Längsschnitt. 1. Primitivbündel. 2. Fettgewebe. Vergr. 80/1. A. Lungwitz.

Bau. Die Muskeln setzen sich zusammen aus dem quergestreiften Muskelgewebe, aus elastische Fasern und zuweilen auch Fettzellen enthaltendem Bindegewebe, aus Gefäfsen und aus Nerven.

Das Muskel**gewebe** ist in vorstehendem besprochen worden. In der Regel liegen die Muskelfasern in dem Muskel der Länge nach neben- und hintereinander.

Das Bindegewebsgerüst (Perimysium) besteht aus fibrillärem Bindegewebe, welches allseitig das Muskelgewebe umschliefst und durchsetzt. Jeden Muskel umgibt eine, elastische Fasern in grofser Zahl enthaltende Bindegewebshülle, Perimysium externum. Die in Form von Balken und Scheiden das Muskelgewebe durchsetzenden Bindegewebszüge, welche mit der Hülle in Verbindung stehen, bezw. von derselben ihren Ausgang nehmen, bilden das Perimysium internum. Im Bindegewebsgerüst kommen Fettzellen in verschiedener Menge vor.

Wie bei der Beschreibung des quergestreiften Muskelgewebes erwähnt, umschliefst jede Muskelfaser eine zarte Bindegewebshülle, das Faser-

perimysium. Dasselbe verhindert, dafs sich nebeneinanderliegende Fasern berühren. Mehrere Muskelfasern ordnen sich zu primären Muskelbündeln (Fleischfasern), welche durch feine Bindegewebszüge zu sekundären und weiterhin durch stärkere Bindegewebsbalken zu tertiären Bündeln zusammengefügt werden, bis schliefslich alle diese Bündel durch das äufsere Perimysium (Muskelscheide) zu dem ganzen Muskel vereinigt werden. Es lassen sich also in dem letzteren Bündel I. Ordnung, II. Ordnung etc. unterscheiden. Indem sich oft Sehnenhäute in verschiedener Richtung in den Muskel einschieben, an denen die Muskelfasern enden, kann das oben beschriebene Schema im Aufbau verschiedenartig geändert werden.

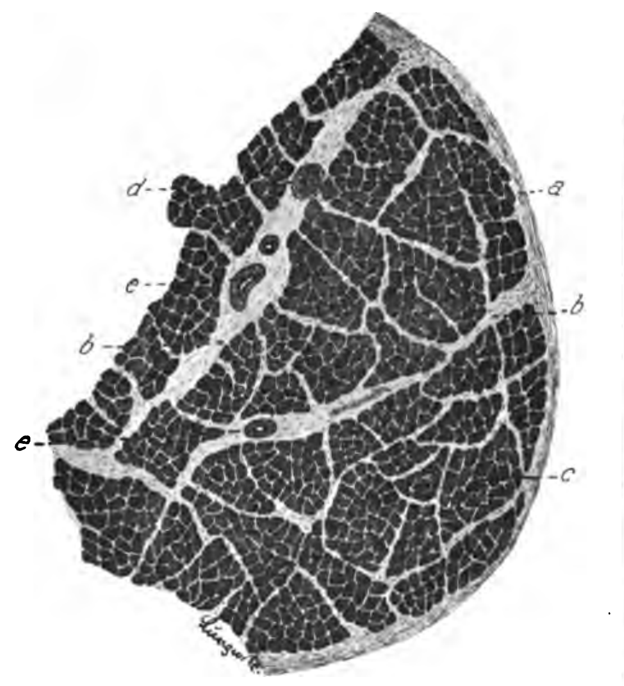


Fig. 74. Quergestreifte Muskulatur vom Hund. Querschnitt.
a) Perimysium externum, b) P. internum, c) Muskelfasern, d) Nerv, e) Blutgefäfse. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.



Fig. 75. Blutgefäfsverzweigung in der quergestreiften Muskulatur vom Kaninchen. Vergr. Zeifs. A. Oc. 2.

Das Perimysium verbindet aber nicht nur die Muskelbündel miteinander, sondern dient aufserdem noch den an das Muskelgewebe herantretenden Gefäfsen und Nerven als Aufhängeapparat, als Träger. Es kommen in ihm aufser den gewöhnlichen Bindegewebszellen noch leukocytäre Zellen vor.

Die Gefäfse. Die Muskeln sind reich an Blutgefäfsen, weniger reich an Lymphgefäfsen.

Die Arterienstämme treten in verschiedener Richtung an den Muskel heran, verlaufen im Perimysium internum, verteilen sich vielfach (baumartig) und bilden zahlreiche, verschieden grofse Netze. Die feinen Arterien und Venen verlaufen zwischen den Muskelfasern und in der

Richtung derselben; sie geben vielfach unter rechtem Winkel Zweige ab, welche mit anderen längs verlaufenden Gefäfschen anastomosieren. Auf diese Weise kommen Gefäfsnetze zustande mit annähernd rechteckigen Maschen. Aus diesen zweigen wiederum feinste Ästchen im rechten Winkel ab, welche sich in die Kapillaren auflösen. Letztere, immer wieder rechteckige Maschen bildend, umflechten die Muskelfasern, so dafs eine jede von diesen gewissermafsen in ein schlauchartiges Gitterwerk von Kapillaren eingeschlossen ist.

In den roten Muskeln der Kaninchen, wo die Maschen des Kapillarnetzes vielfach nahezu so breit als lang sind, verlaufen die longitudinalen Äste geschlängelt, während die transversalen zu 17—25 mm weiten, spindelförmigen Anschwellungen erweitert sind, welche E. Meyer als zitronenförmige Ausbuchtungen bezeichnet hat.

Die Venen verlaufen, ausgenommen die feinsten Kapillaren, mit den Arterien und bilden gleichfalls Netze.

Gewebsquerschnitte zeigen, dafs die längs verlaufenden Kapillaren hauptsächlich an den Kanten der polygonalen Fasern entlang gehen

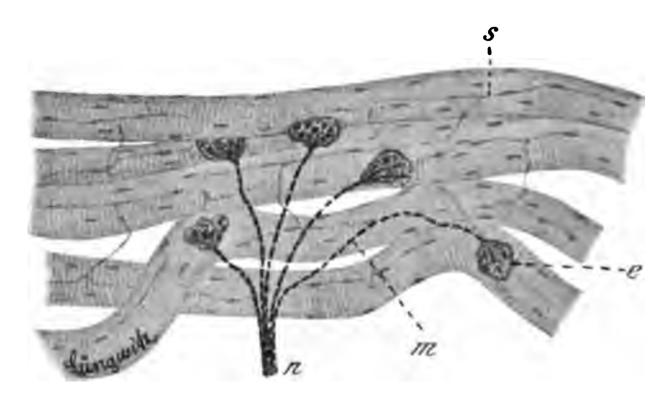


Fig. 76. Motorische Nervenendigung in der Muskulatur der Katze. Fünf Muskelfasern. *n*) Nerv, *m*) markhaltige Nervenfaser, *e*) motorische Endplatte, *s*) sensible Nervenfaser. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

(s. Fig. 66 S. 69). Nicht selten bemerkt man an jeder Ecke der quer durchschnittenen Faser eine Kapillare.

Die Lymphgefäfse entspringen zwischen den Muskelfasern, und zwar jedenfalls zwischen den gröfseren Muskelabteilungen, wo das Perimysium reichlicher vorhanden ist. An der Oberfläche der Muskeln sind bei kleineren Säugetieren (Hoggan) klappenführende Lymphgefäfsnetze und gröfsere klappenlose Lymphreservoire festgestellt worden.

Anhangsweise mag hier die Anordnung der Lymphgefäfse des Zwerchfelles, obgleich dieses muskulös-sehnige Organ nicht zu dem lokomotorischen Apparate gehört, Erwähnung finden, wie sie Tereg in Ellenbergers vergl. Histologie der Haussäugetiere beschrieben hat: Am muskulösen Teil der Pleuraseite findet sich ein enger Plexus gewöhnlicher Lymphgefäfse, während an der Peritonealseite grofse Lymphreservoire vorhanden sind. Letztere hängen durch die Dicke des Muskels hindurch mit dem Plexus der Pleuraseite zusammen (Hoggan). Die Lymphgefäfse des Centrum tendineum sind nach Klein und Burdon-Sanderson in zwei Systemen angeordnet, die sich ebenfalls auf die vordere und hintere Fläche verteilen; die Lymphgefäfse des ersten Systems haben ihre Abflufswege auf der hintern Fläche des Processus xiphoideus in einem grofsen, zu den Sternallymphdrüsen ziehenden Gefäfse. Der jederseits einfache, kurze, abführende Stamm des hintern Systems mündet in den Ductus thoracicus. Die gröfseren Lymphgefäfse eines jeden Systems liegen zwischen der Serosa der Pleuraseite und der Pars tendinea; hier finden sich auch zahlreiche, gewunden ver-

laufende, mit sinusartigen Ausbuchtungen versehene Lymphkapillaren, die z. T. in die Pars tendinea eingesenkt sind. Die Kapillaren der Pars tendinea selbst dagegen sind gestreckt zwischen den Sehnenbündeln, sowohl den zirkulären, als radiären, eingebettet (Spaltengefäfse). Sie sind die ausschliefslichen Kommunikationswege zwischen vorderen und hinteren Lymphgefäfssystemen, während die beiden vordern, sowie die beiden hintern unter sich durch je zwei gröfsere, Klappen führende Gefäfse kommunizieren. Die Spaltengefäfse stehen mit der freien abdominalen Oberfläche durch senkrechte Lymphkanäle in Verbindung.

Die Nerven. Der in den Muskel eintretende motorische Nerv teilt sich innerhalb desselben in Äste, welche sich hauptsächlich dichotomisch verzweigen. Indem letztere anastomosieren, entstehen sogenannte Plexus. Diejenigen der feinsten Nervenfasern heifsen Endplexus. Sie bilden engere und weitere Maschen und schicken feine Fasern ab, die schliefslich die letzte Endigung bilden. Die Endfasern bestehen aus dem Achsenzylinder, der Markscheide und der Schwannschen Scheide. Sie verbinden sich mit den Muskelfasern so, dafs jeder derselben mindestens ein Nervenende zukommt (s. Fig. 76). Selten liegen bei den Säugetiermuskeln zwei Nervenendigungen auf derselben Faser nahe beieinander. Dort, wo Nerven- und Muskelfaser in Berührung treten, erhebt sich eine flache, hügelartige Anschwellung, der Doyèresche Hügel oder die motorische Endplatte (Doyère sah letztere 1840 bei wirbellosen und Rouget 1862 bei Wirbeltieren).

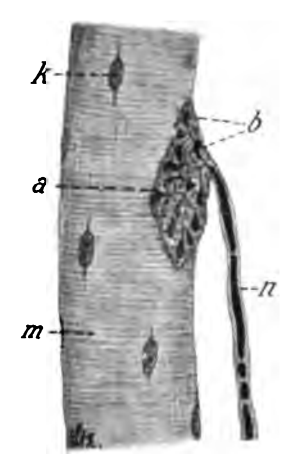


Fig. 77. Motorische Nervenendigung.
a) motorische Endplatte, b) Endknospen (Kühne), m) Muskelfaser, k) Muskelkern, n) Nerv.
Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

Die Endplatte ist ein umschriebenes, rundovales Gebilde, das im Innern eine Anzahl rundlicher, dunkler Kerne, die Endknospen (Kühne), dazwischen eine feinkörnige Substanz, die Plattensohle, enthält. Bevor die Nervenfaser in die Endplatte eintritt, verliert sie ihr Mark und wird blafs. Im Inneren der Endplatte verzweigt sich die Endfaser; die blassen Enden, denen die Kerne anliegen, gehen selten Anastomosen ein. Ob in allen Fällen die Nervensubstanz in dem Doyèreschen Hügel endet oder ob sie zuweilen über dieselbe hinaus sich fortsetzt, ist noch unentschieden.

Der granulierten Plattensubstanz schreibt man Leitungsfähigkeit wie den Nervenendfasern zu.

Nach Grabower läfst sich nicht selten das Mark der Fasern, welche verschieden stark sind, eine kleine Strecke weit in die Endplatte hinein verfolgen. Der markhaltige Nerv teilt sich zuweilen vor der Endigung, und die Teilzweige gehen an die über die benachbarten Muskelfasern zerstreuten Endplatten heran. Neben den Kernen der Schwannschen Scheide liegen in dem Endapparate noch grofse, blasse, feingranulierte Kerne (Grundkerne Ranvier).

v. Kölliker hat bei Kaninchen Platten gesehen, welche keine Sohlenkerne enthielten.

Die Frage, ob die Endplatten aufserhalb oder innerhalb des Sarkolemmas liegen, kann als sicher entschieden noch nicht betrachtet werden. Beide Ansichten haben zu Vertretern hervorragende Forscher. Von denjenigen, welche eine hypolemmnale Lage annehmen — und dieser Ansicht neigt man neuerdings immer mehr zu — lassen die einen die finalen Verzweigungen des Achsenzylinders an die anisotrope Substanz, die anderen an das Sarkoplasma der Muskelfasern herangehen. Wenig haltbar erscheint die Ansicht, dafs die Schwannsche Scheide des in die Platte eintretenden Nerven in das Sarkolemma, mit der sie innig zusammenhängt, übergeht.

Jeder Muskelnerv gibt einen Gefäfsnerven (ramus vasomotorius) ab, entweder bevor er an den Muskel tritt oder während des Verlaufes am Muskel, selten am distalen Ende desselben. An seiner Eintrittsstelle in den Muskel gibt er mindestens einen rückläufigen Ast für den proximalen Teil desselben ab. Die Verästelung des Gefäfsnerven innerhalb des Muskels erfolgt verschieden, so dafs es zur Schlingen-, Anastomosen- und Plexusbildung kommt. Die Muskelkapillaren sind reichlich mit Nervenfasern versorgt.

Das terminale Netz wird von vasodilatatorischen Fasern versorgt und steht mit sensorischen Nerven sowohl als mit dem die Arterien und Venen umspinnenden Netze in Verbindung. Die Kapillarnerven ermöglichen eine aktive Funktion der Kapillarwände, ähnlich der Muskelkontraktion.

Die sensiblen Nerven der Muskeln lassen sich auf einen sensiblen Stamm zurückführen, welcher meist in der Bahn des motorischen Nerven, seltener gesondert von diesem dem Muskel zustrebt. Vor dem Muskel



Fig. 78. Quergestreifte Muskulatur. Querschnitt. Vier Muskelbündel mit Muskelspindel. Schenkelmuskel vom Hund.
a) eine zusammengesetzte Muskelspindel, b) Perimysium internum, c) Muskelfaser, d) Nerv, e) Blutgefäfs, f) Blutkapillare, g) Bindegewebszellkern, h) Muskelfaserkern. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

finden viele Teilungen der sensiblen Fasern statt. Die Zweige enden unter der den Muskel überziehenden Fascie oder treten zwischen die Muskelfasern, verlaufen im inter- und intrafascikulären Bindegewebe, scheinbar ohne sich zu teilen, begleiten die Muskelfasern auf längeren Strecken und begeben sich auf die andere Fläche des Muskels. Die gröfseren sensiblen Fasern sind markhaltig und besitzen eine Henlesche und Schwannsche Scheide mit Kernen. Den feineren Fasern fehlt die Henlesche Scheide. Die marklosen Endfasern sind äufserst fein, kaum mefsbar und enden in der Regel frei im Perimysium.

Eine besondere Art nervöser Organe sind die **Muskelspindeln** (Kühne, Muskelknospen von Kölliker). Es sind dies äufserst nervenreiche Muskelbildungen, welche im interfascikulären Bindegewebe, seltener innerhalb eines Primärbündels des Muskels gelegen sind und meist in der Nähe des Sehnenansatzes, oft in die Sehne selbst vordringend, angetroffen werden.

Quergestreifte Muskelfasern in wechselnder Zahl (1 bis 15) und Stärke werden durch Bindegewebe zu einem Bündel zusammengehalten, welches in der Mitte bezw. da, wo der Nerv an dasselbe herantritt, dicker ist und nach den Enden meist spindelförmig zuläuft; ein bis vier starke Nervenfasern verbinden sich mit demselben. Letztere teilen sich aufserhalb und innerhalb der Spindel. Sie treten von verschiedenen Seiten an dieselbe heran, umkreisen sie zuweilen in einigen Spiraltouren, verlieren die Henlesche Scheide, welche in die Spindelhülle übergeht, sie verlieren auch die Schwannsche Scheide, oft auch die Markscheide und treten als markhaltige Fasern oder als nackte Achsenzylinder in die Spindelhülle ein. Zu den einfacheren Muskelspindeln verläuft meist nur eine markhaltige Nervenfaser, welche innerhalb der Hülle einige Ästchen abgibt bezw. sich teilt. Die Ästchen umwinden eine Muskelfaser in mehrfachen (bis zu 20) Touren und enden in Verdickungen. Bei den zusammengesetzten Spindeln dringen mehrere Nervenfasern in die Hülle ein, so dafs auch die Teilung derselben und die Umkreisung der Muskelfasern eine kompliziertere ist. Manche Nervenästchen teilen sich nach der Umkreisung nochmals, um dann erst in Verdickungen zu enden. Aufser den dicken gehen auch dünne markhaltige Nervenfasern zu den Muskelspindeln, welche sich verästeln und in einem dichten Netzwerk feiner Fäden enden (Dogiel). Die ersteren werden für sensible, die dünnen markhaltigen Fasern für motorische und die marklosen für sympathische Nervenfasern angesehen.

Manche Muskeln sind sehr reich an Muskelspindeln. So fand Huber bis zu hundert solcher Nervenendorgane bei der Katze in den Interkostalräumen.

Verschiedene Forscher glaubten, dafs diese neuromuskulären Spindeln in der Längsteilung begriffene Muskelfasern seien.

Aufser den markhaltigen Fasern, welche nach der motorischen Endplatte und nach der Muskelspindel hinziehen, hat Perroncito noch ein zweites System von marklosen, äufserst feinen Nervenfibrillen beobachtet. Gewöhnlich zieht eine Fibrille in der Henleschen Scheide nach dem nervösen Endorgan hin, in welchem dieselbe nach vorausgegangener mehrfacher Teilung ein Geflecht, mehr peripher als die Endapparate der markhaltigen Faser gelegen, erzeugt.

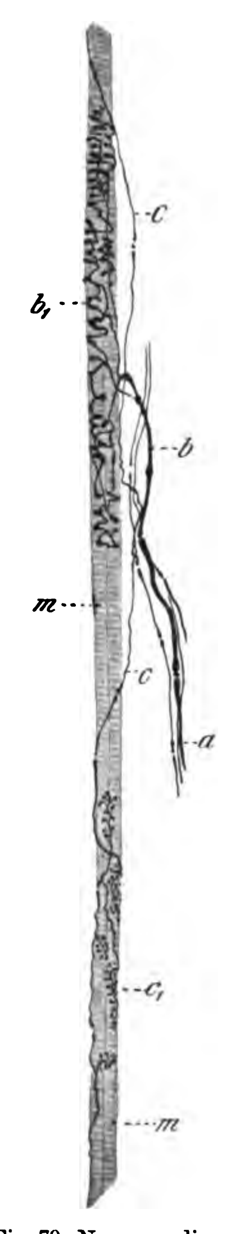


Fig. 79. Nervenendigung in Muskelfasern nach Dogiel. m) Muskelspindel, a) Nervenstamm, b) dicke, markhaltige in spiralartigen Endapparaten (b^1) endigende Nervenfaser, c) dünne, markhaltige in motorischen Apparaten (c^1) endigende Nervenfaser.

In der Bewegung des Skeletts werden die Muskeln durch Hilfsorgane unterstützt. Das sind die Sehnen und die Muskelbinden.

b) Die Sehnen.

Die **Sehnen,** Tendines, sind weiſse, glänzende, strangartige Organe, welche aus Sehnengewebe und einem Stützgerüst von lockerem Bindegewebe mit Gefäſsen und Nerven bestehen.

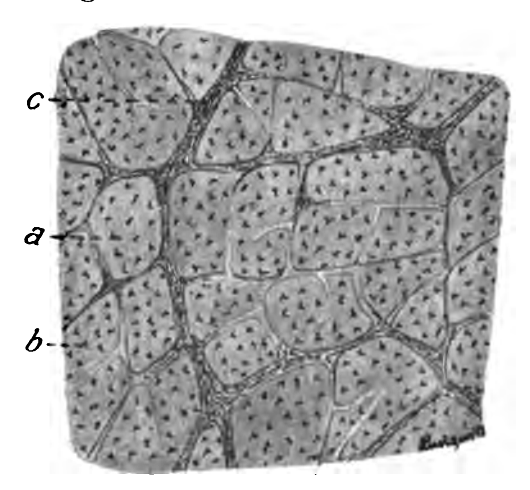


Fig. 80. Sehnenpartie vom M. interosseus medius (Pferd). Querschnitt.
a) sekundäres Sehnenbündel mit den primären Sehnenbündeln, b) Sehnenzellen, c) Peritenium internum. Vergr. Zeiſs. A. Oc. 2.

Bau. Das Sehnengewebe ist, wie bereits früher angeführt, geformtes, straffes Bindegewebe, in welchem die ziemlich regelmäſsig geformten Bindegewebsfibrillen durch Kittsubstanz zu rundlichen Bündeln (primäre Sehnenbündel) vereinigt sind und parallel untereinander verlaufen. Zwischen den kleinen Fibrillenbündeln befinden sich in ziemlich regelmäſsigen Abständen in den mit Lymphplasma gefüllten Interstitiallücken die platten, polygonalen, stern- oder spindelförmigen Bindegewebszellen, Sehnenzellen (Fig. 80 *b*), welche reihenartig angeordnet sind (Fig. 86 *s*) und sich durch Fortsätze mit den danebenliegenden verbinden. Auf diese Weise umhüllen die zelligen Elemente die primären Fibrillenbündel in Form von unvollkommenen Scheiden und bilden durch ihre Verbindung untereinander ein durch das ganze sekundäre Sehnenbündel sich erstreckendes Netzwerk. Die in der Richtung der Sehnen verlaufenden verlängerten Zellen, welche auf dem Querschnitt unter dem Mikroskope oft als strahlige Figuren erscheinen, enthalten rundliche oder platte Kerne (Fig. 81 *a*).

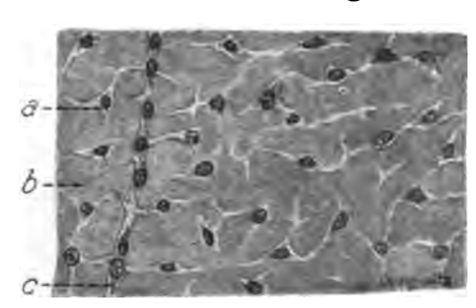


Fig. 81. Sehnengewebe im Querschnitt (Sehne vom Rind).
a) Sehnenzelle, b) primäre Sehnenbündel, c) Peritenium internum (feine bindegewebige Scheidewand zweier sekundärer Sehnenbündel). Vergr. Zeiſs. 1/12 Oc. 2.

Das bindegewebige Stützgerüst verbindet die Sehnenbündel zur Sehne. Es besteht aus einer die Sehne umgebenden Bindegewebskapsel (Peritenium externum, Epitenium) und aus gröberen und feineren Scheidewänden bezw. Fortsätzen (Peritenium internum), welche von jener ausgehen, die Sehne durchsetzen und auf diese Weise an ihr gröſsere und kleinere Abteilungen erzeugen, wie dies beim Muskel der Fall ist. Die oben erwähnten feinen, primären Sehnenbündel werden durch lockeres Bindegewebe, in welchem feine elastische Fasern in der Richtung der Sehne verlaufen und durch Queranastomosen zu Netzen verbunden sind, zu sekundären und diese durch stärkere Bindegewebszüge zu tertiären Sehnenbündeln vereinigt.

Letztere können sich wieder zu gröfseren Abteilungen der Sehne verbinden. Die bindegewebige Umhüllung der feinsten Sehnenbündel hat man sich so zu denken, dafs letztere sich in der Längsrichtung häufig in spitzem Winkel verbinden. Auch das gröbere Stützgerüst enthält elastische Fasern, und zwar in gröfserer Menge, während sie in den feinen straffen Sehnenbündeln spärlicher vorkommen.

Die sekundären und tertiären Sehnenbündel können rundlich und vieleckig im Querschnitt sein.

Die bindegewebigen Septa enthalten häufig Fettzellen und dort, wo die Sehne unter starkem Drucke steht und wo die Sehnenbündel in Knochen oder Knorpel einstrahlen, auch Knorpelzellen bezw. knorpelartige Zellgebilde. Dieselben liegen entweder vereinzelt zwischen den

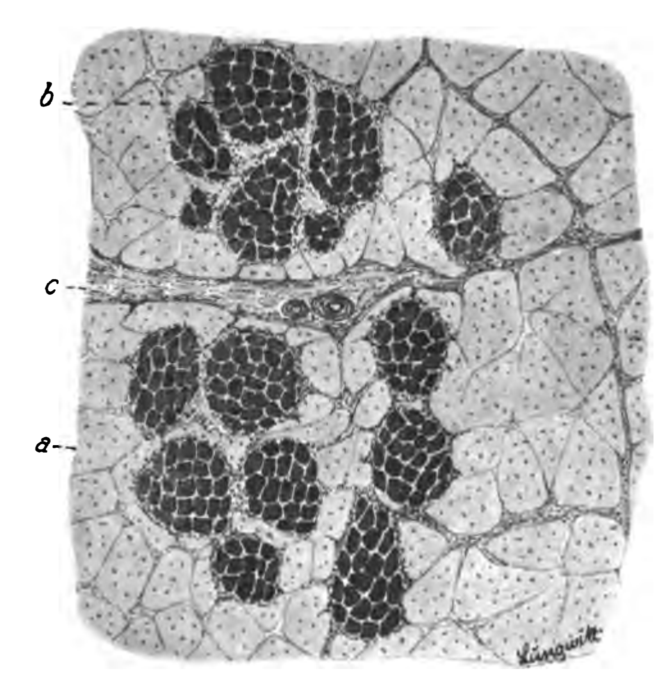


Fig. 82. Sehnenpartie vom M. interosseus medius vom Rind. Querschnitt. *a*) Sehnenbündel, *b*) Muskelbündel, *c*) Peritenium internum. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

Sehnenbündeln und lassen sich oft tief bis in das Sehneninnere hinein, allmählich an Zahl abnehmend und in die Form der Bindegewebszellen übergehend, verfolgen, oder sie bilden Knorpelinseln und Knorpelplatten. Die Sehnenfasern haben zwischen ihnen einen etwas abweichenden Verlauf. An Stellen starker Pressung trägt die betr. Sehnenpartie zuweilen oder auch regelmäfsig einen knorpelähnlichen Belag.

Derartige Knorpelzellen innerhalb des Sehnengewebes beobachtete ich in der Sehne des M. digitorum profundus bei Einhufern hinter den Gleichbeinen und hinter dem Strahlbeine. Bei struppierten Pferden findet man sie in der Sehne des M. extensor digitorum vor dem Fesselgelenk. Varaldi sah solche an den Insertionsstellen der Sehnen und innerhalb der Hufbeinbeugesehne hinter dem Fesselgelenke bei den Einhufern, dann in der Sehne des M. quadriceps cruris bei der Katze und in der Ursprungssehne des M. biceps brachii bei der Ziege. Schaffer sah knorpelartige Bildungen (Zellen, Beläge, Höcker) an den Beugesehnen der Vögel, wo dieser aus

dickwandigen Zellhöfen oder Zellbezirken bestehende Belag oft ununterbrochen lange Strecken der Sehne bedeckt (z. B. an der Hinterzehe der Krähe 17 mm). Diese knorpelartigen Bildungen, welche gelegentlich auch Fett enthalten können, stehen nach Schaffer zwischen dem Knorpelgewebe, mit dem sie morphologisch übereinstimmen, und dem vesikulösen Stützgewebe (s. S. 13); die knorpelartigen Zellen färben sich nicht mit Jod und retrahieren sich nicht bei der Härtung und Färbung wie die echten Knorpelzellen.

Innerhalb der Sehne können Muskelbündel (quergestreifte Muskulatur) vorkommen, wie Fig. 82 zeigt.

Während die Sehnen der Skelettmuskulatur verhältnismäfsig arm an elastischen Elementen sind, enthalten diejenigen, welche sich an mehr weiche Formen des Bindegewebes anheften, sehr viele bezw. vorwiegend elastische Fasern (Smirnow); (z. B. im Ciliarkörper der Vögel, bei den Muskelfasern, welche in der Lippen- und Wangenschleimhaut enden u. a. m.).

Die Blutgefäfse, an denen die Sehnen verhältnismäfsig arm sind, bilden in dem oberflächlichen Stützgerüst weitmaschige Netze. Einzelne Gefäfschen sind auch im innersten Teile der Sehne enthalten. Sie fehlen aber scheinbar innerhalb der straffen Sehnenbündel und werden bei kleineren Sehnen im Innern überhaupt vermifst. Die kleinsten Verzweigungen der Arterien werden von doppelten Venen begleitet. Das gilt übrigens von allen fibrösen Geweben (Hyrtl). Wo eine Sehnenscheide die Sehne um-



Fig. 83. Sehnenspindel vom Kaninchen.
n) Nerv, *s*) Sehne, *z*) Nervenverästelung innerhalb der Spindel.

gibt, treten die Blutgefäfse zwischen den beiden Blättern des Mesotenon an die Sehne heran.

Auch die **Lymphgefäfse** sind spärlich vertreten. Auf der Oberfläche der Sehne bilden sie Netze mit mehr viereckigen Maschen. Im Innern der Sehne treten sie vereinzelt im interfascikulären Bindegewebe auf. Nach verschiedenen Autoren ist ihr Vorkommen daselbst nicht erwiesen.

Nerven. Aufser den Gefäfsnerven besitzen die Sehnen motorische und sensible Nervenfasern, welche sich verästeln und innerhalb des Stützgerüstes zu Plexus verbinden, aus denen Fasern abzweigen, welche Endplatten bilden. Diese bestehen aus einem dichten Netze kernhaltiger, markloser Fasern mit Schwannscher Scheide (Kölliker), die stellenweise verdickt enden (Golgi).

Ferner kommen in den Sehnen noch den Muskelspindeln ähnliche nervöse Gebilde vor, welche Golgi zuerst bei verschiedenen Säugetieren beobachtete und die daher Golgische Sehnenspindeln genannt worden sind. Diese meist unter 1 mm langen und unter 0,1 mm dicken, von dem benachbarten Sehnengewebe scharf abgegrenzten Gebilde sind bald spindelförmig, bald mehr zylindrisch, an den Enden ganz oder verästelt und

bald mehr oder weniger tief gespalten; sie gehen entweder an beiden Enden in Sehnenbündel über oder verbinden sich an dem einen Ende mit Muskelfasern. Die feste Bindegewebshülle schliefst sehr nervenreiche Sehnenbündel ein. Gleichviel, ob der oder die Nerven (1 bis 4) die Spindel in der Mitte erreichen, was meist der Fall ist, oder an den Enden, sie dringen innerhalb der Spindel nach der mittleren Partie derselben vor, welche sie nach wiederholten Teilungen umspinnen. Die Nerven bilden schliefslich feine Netze in Gestalt von Bäumchen, Platten und Bändern, aus denen die Endfasern, die oft knotige Verdickungen zeigen, hervorgehen und frei enden (Golgi, Cattaneo, Kölliker). Besonders zahlreich sind die Nervenspindeln beim Kaninchen gefunden worden. Ihr Lieblingssitz ist die Übergangsstelle des Muskels zur Sehne. Marchi traf in jeder untersuchten Sehne des Auges 4 bis 6 derartige Terminalorgane an und fand sie beim Rind, Schwein, Hund, bei der Katze und beim Kaninchen von gleicher Form und Gröfse.

Schliefslich hat Rauber bei Säugern und Vögeln noch Endkolben und Lamellenkörperchen (Key-Retzius-Art) entdeckt, und zwar kommen die ersteren mehr bei Säugetieren, die letzteren mehr bei Vögeln vor. Form und Gröfse dieser Terminalkörperchen ist verschieden; meist sind sie oval.

Wie die Sehnen, so sind auch die sehnigen Scheiden, die Sehnengurte, die Querbänder und Ringbänder (Retinacula tendinum), welche zumeist den Zweck haben, die Lage der Sehne zu sichern, gebaut.

c) Die Aponeurosen.

Die **Aponeurosen,** Aponeuroses, sind Sehnenhäute, d. h. flächen- oder hautartig ausgebreitete Sehnen, die aus Schichten von Sehnenbündeln

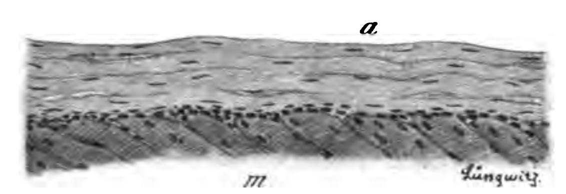


Fig. 84. Aponeurose vom Esel.
a) Aponeurose, *m*) Muskel. Vergr. Zeifs. D. Oc. 2.

bestehen. Letztere verlaufen entweder in derselben Richtung, das ist der Fall bei der in Fig. 84 *a* abgebildeten Aponeurose, oder sie kreuzen sich (Zwerchfell). Der Bau ist derjenige der Sehnen.

Bezüglich der **Blutgefäfse** gilt das von den Sehnen Gesagte.

Die **Lymphgefäfse** stellen an der äufseren Fläche unregelmäfsige, zierliche Netze dar, aus denen feine, die Blutgefäfse begleitende Stämmchen hervorgehen. An der inneren Aponeurosenfläche ist die Anordnung der Gefäfse eine leiterförmige. Zwischen beiden Netzen bestehen Anastomosen, welche in den Sehnenbündelinterstitien liegen. Bei Einstichinjektionen füllt sich aufser diesen Lymphgefäfsen ein die Sehnenbündel vollständig umhüllendes Spaltensystem (Genersich, Ludwig, Schweigger-Seidel).

Bezüglich der **Nerven** kann auf die Sehnen verwiesen werden.

d) Die Fascien.

Die **Muskelbinden,** Fasciae, sind Bindegewebshäute von verschiedener Stärke, welche Muskeln und Sehnen umhüllen und gegen andere Körperteile abgrenzen. Sie vereinigen auch die Muskeln zu Gruppen und sind entweder ganz wie die Sehnen gebaut, wenn sie die Bedeutung von Sehnen, Aponeurosen oder Bändern haben, oder sie sind mit zahlreichen elastischen Fasern durchwebt, wenn sie lediglich als Hülle der Muskeln wirken und wenn es gilt, die Wirkung der letzteren nicht zu beeinträchtigen. Im letzteren Falle haben die Fascien zum Unterschiede von den Sehnen und Aponeurosen eine zum Verlaufe der Muskeln quere Faserrichtung. In Fig. 85 sind die oberflächlichen Gewebsschichten in der Längsrichtung getroffen, die darunter gelegenen sind quer durchschnitten.

Die beiden Flächen der Fascien sind selten glatt, vielmehr gehen von ihnen bindegewebige Fortsätze nach den benachbarten Organen ab (Muskeln, Subcutis usw.). Sobald sie zwischen die Muskeln breitere plattenartige Fortsätze in Form von Scheidewänden schicken, nennt man diese Zwischenmuskelbänder, Ligamenta intermuscularia. In ihrer histologischen Einrichtung stimmen diese mit den Fascien überein.

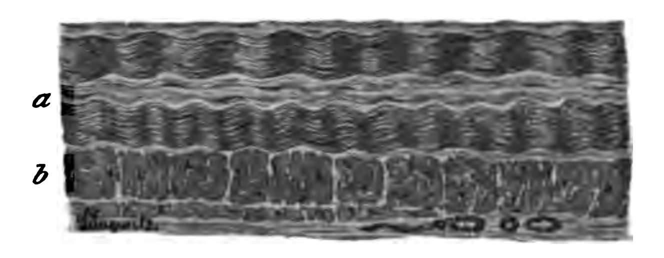


Fig. 85. Schenkelfascie vom Hund.
a) Sehnenbündel im Längsschnitt, *b)* Sehnenbündel im Querschnitt.
Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.

In den Fascien kommen verschiedenenorts auch muskulöse Einlagerungen vor. Es sind gewöhnlich quergestreifte Muskelfasern, welche zu Platten angeordnet sind.

Die interfascikulären Räume, die Gewebsspalten zwischen den Fascien, sind ausgefüllt von Lymphdrüsen oder lockerem Bindegewebe, von Gefäfsen und Nerven.

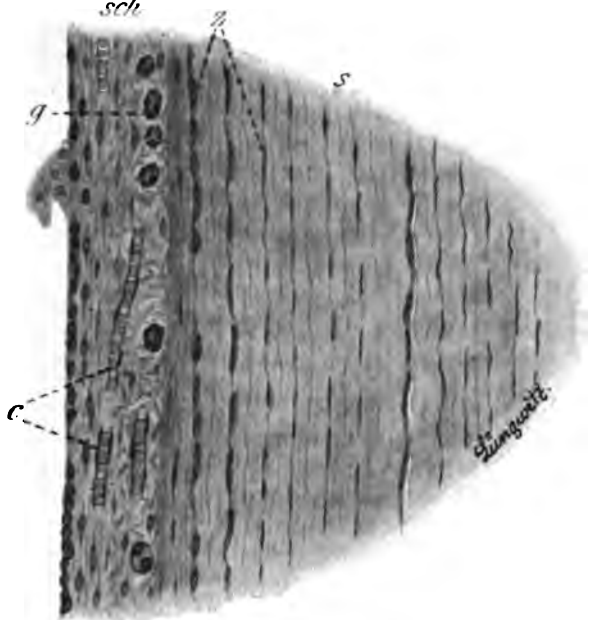
Wie die Sehnen, so sind auch die Fascien arm an Blutgefäfsen. Lymphgefäfse sind in ihnen nicht nachgewiesen. Die Nervenfasern bilden, wie bei der Sehne, Netze.

e) Die Sehnenscheiden.

Die **Sehnenscheiden,** Vaginae tendinum mucosae, welche bekanntlich die Sehnen streckenweise rings umgeben und eine der Synovia ähnliche Flüssigkeit enthalten, sind dünne, bindegewebige, feine elastische Fasern führende Membranen vom Charakter der Gelenksynovialmembran, welchen aufsen gröfstenteils eine Schicht derben, festen, sich vielfach durchflechtenden Bindegewebes (fibröse Hülle) anliegt. Die letztere ist mit der Synovialis innig oder durch subsynoviales lockeres, häufig Fettzellen enthaltendes Bindegewebe verbunden. Sie fehlt, wo die Scheide die Sehne

überzieht, also an ihrem visceralen Blatte (Fig. 86). Innen, an der freien Fläche, sind die Sehnenscheiden mit Endothel bekleidet.

Die Synovialmembran, Intima, ist gleichfalls aus Bündeln fibrillären Bindegewebes zusammengesetzt, welche sich in unregelmäfsiger Weise durchflechten. Gegen die freie Fläche hin lösen sich die einzelnen Bündel in ein feinfaseriges Stratum von dichtem Gefüge auf, in welchem die feinen elastischen Fasern meist schwach wellig verlaufen und sich zu einem zarten Netzwerk anordnen. Die daselbst gelegenen Blutgefäfse bilden weitmaschige Netze, von denen feine Schlingen in die zottigen Exkreszensen abgehen. Die Zotten sitzen der Intima vereinzelt oder in Gruppen auf. Sie sind einfach oder verästelt, an den Spitzen häufig, wie auch ihre Seitensprossen, verdickt und in der Regel



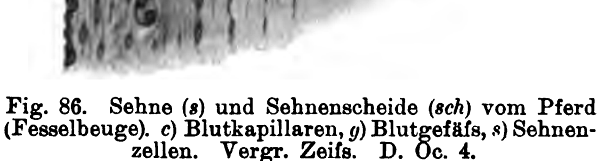

Fig. 86. Sehne (*s*) und Sehnenscheide (*sch*) vom Pferd (Fesselbeuge). *c*) Blutkapillaren, *g*) Blutgefäfs, *s*) Sehnenzellen. Vergr. Zeifs. D. Oc. 4.


Fig. 87. Mesotenon von der Fesselbeuge des Pferdes. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

etwas kleiner als diejenigen in den Gelenkhöhlen, mit denen sie sonst übereinstimmen. Sie kommen in geringer Menge vor. Eichbaum sah sie am zahlreichsten an der vorderen Wand der Sehnenscheide des M. flexor digitalis profundus des Pferdes unterhalb der Sesambeine.

Die Intima tritt an einer Stelle auf die Sehne über und überzieht dieselbe. Das Verbindungsstück, welches, sobald die Scheide mehreren Sehnen gemeinschaftlich ist, von einer Sehne zur anderen überspringt, heifst Mesotenon. Dasselbe besteht aus zwei Synovialisblättern, welche entweder dicht aufeinander liegen oder dort, wo sie ein oder mehrere von dem parietalen Scheidenblatte auf die Sehne übertretende Blutgefäfse einschliefsen, eine gröfsere oder geringere Menge lockeren Bindegewebes zwischen sich haben.

Der Zellbelag der Synovialmembran wird von Tillmanns, Eichbaum u. a. als eine einschichtige Endothelauskleidung beschrieben. Die Zellen sind vieleckig und etwas kleiner als diejenigen an den serösen Häuten. Sie haben einen verhältnismäfsig grofsen, runden oder ovalen, stark granulierten Kern mit mehreren Kernkörperchen. Der Zellbelag ist ein kontinuierlicher auf dem parietalen wie visceralen Blatte der Sehnenscheide; er überzieht das Mesotenon wie die Zotten. Er fehlt dort, wo Knorpel in die Scheide eingelagert ist. Das sind diejenigen Stellen, welche sich in fortwährender Reibung befinden und schon makroskopisch ein glanzloses, knorpelähnliches Aussehen besitzen. An diesen nackten Stellen ist das derbe Bindegewebe arm an elastischen Elementen, aber reich an dünnwandigen, rundlichen und länglichen Knorpelzellen mit ein oder zwei Kernen. Oft enthalten die Zellen kleine Fettkörnchen und Tochterzellen. Dieser Faserknorpel kommt in verschiedener Menge vor. Oft liegen die Knorpelzellen vereinzelt im Bindegewebe, oft reihen- oder gruppenweise zusammen. Stärkere Ausbildung derselben geht gewöhnlich mit einer Verdickung der Scheide bezw. der Sehne einher. Durch Umwandlung des Faserknorpels in Knochen entstehen die sog. Sesambeine.

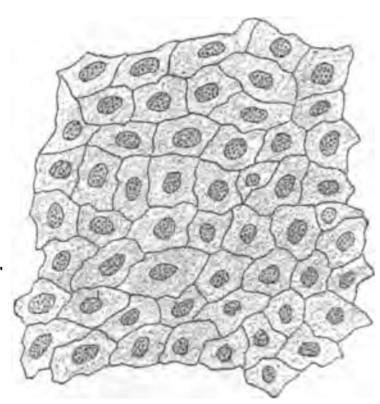


Fig. 88. Endothelbelag von der Seitenwand der Bursa intertubercularis des M. biceps vom Pferd. Argent. nitr. und Hämatoxylin. 1 : 500. (Eichbaum.)

Die Zellen auf der freien Fläche der Intima werden auch als Bindegewebszellen aufgefafst. Ihr Übergang in Knorpelzellen spricht zum mindesten nicht gegen diese Ansicht.

Mittels der fibrösen Hülle, dem Retinaculum tendinum, ist die Sehnenscheide mit den Organen der Nachbarschaft (dem Periost, den Gelenkbändern usw.) locker oder fest verbunden.

f) Die Schleimbeutel.

Die **Schleimbeutel,** Bursae mucosae, jene unter dem Muskel oder der Sehne oder der Haut gelegenen, rundlichen Räume, entstanden durch Lockerung des interstitiellen Bindegewebes, lassen sich unterscheiden in die typischen oder subtendinösen und in die subkutanen Schleimbeutel.

α) Die subtendinösen Schleimbeutel, Bursae mucosae subtendineae, gelegen an Stellen, wo Muskeln und Sehnen über hervorragende Knochenvorsprünge hinweggehen, zeigen denselben Bau wie die Sehnenscheiden. Sie stimmen mit diesen überein sowohl in der Einrichtung des Grundgewebes, wie in der Form und Gröfse der Endothelzellen. Letztere bilden in manchen Beuteln einen ununterbrochenen Belag, in anderen ist stellenweise eine knorpelige Einlagerung ohne Endothelzellen zu beobachten. Das letztere Verhalten betrifft wiederum Stellen starker Pressung, welche durch matten Glanz und gelbliches Aussehen gekennzeichnet sind. Von diesem Faserknorpel gilt dasselbe, was von jenem der Sehnenscheiden gesagt worden ist. Er findet sich z. B. in der Bursa podotrochlearis (Fig. 90) und der Bursa intertubercularis des M. biceps brachii vom Pferd. Die Innenfläche der Bursa ist meist glatt. Nur vereinzelt sitzen derselben

zottenartige Bildungen auf, wie sie die Gelenksynovialis besitzt. Dieselben haben infolge der in ihnen enthaltenen Gefäfsschlingen ein rötliches Aussehen.

β) Die Unterhautschleimbeutel, Bursae synoviales subcutaneae, liegen in der Subkutis dort, wo sich die Haut an Knochenteilen verschiebt. Sie unterscheiden sich genetisch von den oben beschriebenen Schleimbeuteln insofern, als sie erst post partum, und nicht bereits wie diese intrauterin entstehen. Aber auch im Baue besteht keine Übereinstimmung. Es fehlt den subkutanen Schleimbeuteln die endotheliale Auskleidung. Die Wandung dieser endothellosen Lücken des Unterhautbindegewebes ist

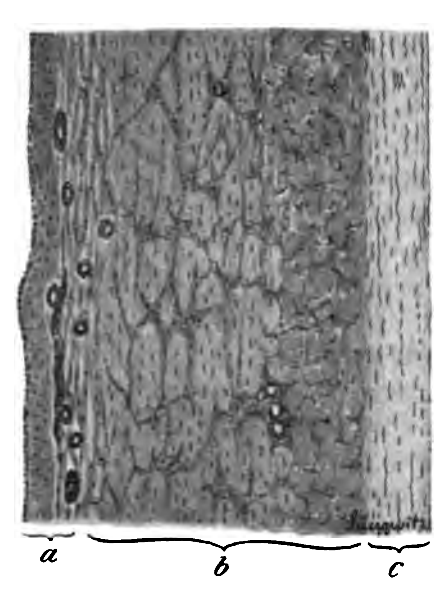


Fig. 89. Schleimbeutel unter dem Extensor digitalis comm. vom Pferd (Fesselgelenk). *a* Synovialmembran, darunter Blutgefäfse. *b* Fibröses Bindegewebe. *c* Angrenzender Teil der Strecksehne. Vergr. Zeifs. A. Oc. 2.

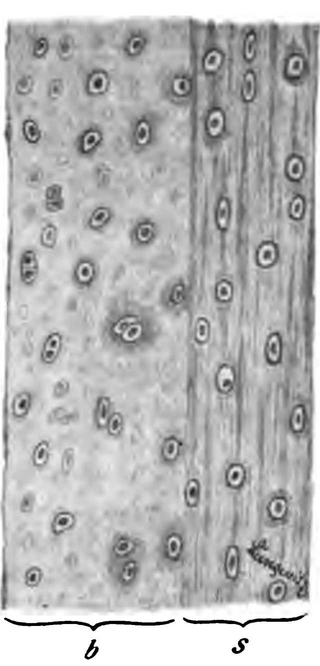


Fig. 90. Bursa podotrochlearis (*b*) und Hufbeinbeugesehne (*s*) vom Pferd, in beide Organe sind Knorpelzellen eingelagert. Vergr. Zeifs. D. Oc. 2.

weiter nichts als die verdichtete Schicht des umgebenden fibrillären Gewebes. An der Innenfläche kann dieselbe zahlreiche, sehnige Fäden enthalten, welche sich in verschiedenen Richtungen nach der gegenüberliegenden Höhlenwand erstrecken. Das Innere der Bursa wird auf diese Weise zerklüftet oder von häufig durchlöcherten Scheidewänden in Fächer zerlegt. Die Bursawand ist reich an elastischen Fasern. Stellenweise ist Fett eingelagert.

Blutgefäfse sind in den Sehnenscheiden und Schleimbeuteln reichlich vorhanden. Über die Anordnung der **Lymphgefäfse** fehlen Aufzeichnungen. (Vergl. Gelenkkapseln S. 40.)

Die **Sehnenrollen,** Trochleae, sind vorstehende Knochenteile, über welche Sehnen hinweggehen. Diese müssen auch in gewissem Sinne als Hilfs-

apparate der aktiven Bewegungsorgane angesehen werden. Sie sind mit einer glatten Gleitfläche versehen. Der Knochen ist daselbst mit einer Schicht fibrösen Bindegewebes überzogen, wie z. B. an der Kronbeinlehne des Pferdes (Fig. 92) oder, wenn die Sehne an dem Knochenvorsprunge einen Bogen bildet und starkem Drucke ausgesetzt ist, mit Knorpel bedeckt, wie z. B. an den Sesambeinen hinter dem Fesselgelenke und an der Fufsrolle im Hufe (Fig. 93).



Fig. 91. Flächenschnitt durch das subsynoviale, zahlreiche Blutgefäfse enthaltende Bindegewebe (Kronbeinlehne des Pferdes). Vergr. Zeifs. A. Oc. 2.

3. Die Verbindung der aktiven Bewegungsorgane.

a) Die Verbindung von Muskel und Sehne.

Die Verbindung von Muskelfasern und Sehne ist jedenfalls überall dieselbe, gleichviel, ob erstere mehr in der Richtung der Sehne oder im Winkel an diese herantreten. Ein allmählicher Übergang der kontraktilen Muskelsubstanz zum Sehnengewebe wird von den meisten Autoren nicht zugegeben, man nimmt vielmehr an, dafs beides scharf voneinander abgegrenzt ist.

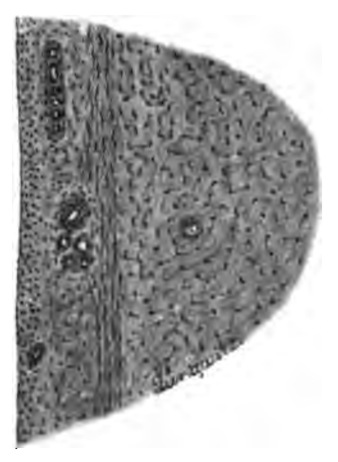


Fig 92. Gleitfläche der Kronbeinlehne eines jungen Esels. Links die Synovialmembran mit Blutgefäfsen. Darunter eine Schicht fibrösen Bindegewebes im Längsschnitt und eine stärkere Schicht ebensolchen Gewebes im Querschnitt. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

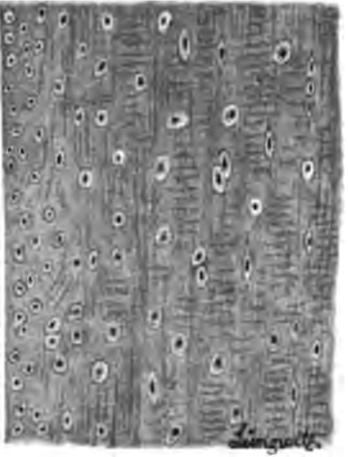


Fig. 93. Gleitfläche vom Strahlbein des Pferdes. Links die freie Fläche mit kleineren rundlichen Knorpelzellen. (Die zu Faserknorpel umgewandelte, Endothelzellen nicht tragende Bursa podotrochlearis.) Vergr. Zeifs. D. Oc. 2.

Besonders fällt die scharfe Abgrenzung dort ins Auge, wo sich die Muskelfasern im Winkel an die Seite der Sehne ansetzen (Fig. 94). Die

ersteren enden hier abgerundet. Dort, wo sie in der Richtung der Sehnenfasern liegen, enden sie entweder ebenso (Fig. 95 *a*) oder sie laufen verschieden spitz aus und teilen sich zuweilen mehrfach (Fig. 95 *b* u. *c*) in gleich- oder verschieden lange Spitzen. Die Enden der Muskelfibrillen sind förmlich in die Sehne hinein versenkt. Das bringt es mit sich, dafs selbst dort, wo beides, Muskel- und Sehnenfibrillen, in derselben Richtung verlaufen, die letzteren im spitzen Winkel an die ersteren herantreten. Überall ist die kontraktile Substanz der Muskelfibrillenbündel vom Sarkolemma umschlossen und durch dasselbe gegen das Sehnengewebe abgegrenzt. Wohl aber geht das Perimysium in das Peritenium über, was die feste Vereinigung von Muskel und Sehne zustande bringt. Auch die elastischen Fasern verlaufen von dem einen Stützgerüst in das andere. Das gilt sowohl von der Sehne im engeren Sinne wie von den Aponeurosen. Es wird dadurch selbst bei Untersuchung mit starker Vergröfserung ein allmählicher Übergang beider Organe vorgetäuscht.

Anderseits besteht auch die Ansicht, dafs Muskel- und Sehnenfibrillen direkt und unmittelbar ineinander übergehen (Golgi, Podwyssozki u. a.). Ich mufs gestehen, bei meinen Untersuchungen an von Säugetieren stammendem Materiale das Sarkolemma als Scheidewand zwischen Muskel- und Sehnenfasern, sobald beide in derselben Richtung verliefen, nicht gesehen zu haben.

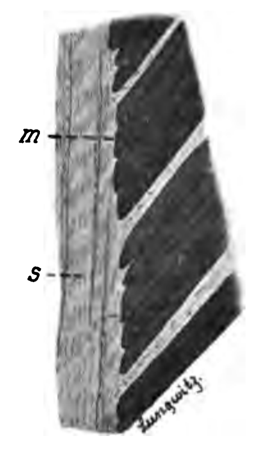


Fig. 94. Verbindung von Muskel und Sehne im spitzen Winkel. Vergr. Zeifs. A. Oc. 4.

b) Die Verbindung des Muskels mit anderen Organen.

Wie gegen die Sehne, so sind die Muskelfasern auch gegen andere Teile scharf abgegrenzt. Wo sie ohne Vermittlung von Aponeurosen, Sehnen oder Fascien an Knochen oder an Knorpel sich ansetzen, enden die Fibrillenbündel mit stumpfer Spitze an dem Periost bezw. dem Perichondrium, gehen also nicht bis an den Knochen und den Knorpel heran. Die elastischen Fasern des Perimysiums setzen sich über das Ende des Muskels hinaus in das Periost fort und verfilzen sich mit den gleichen Fasern daselbst. Beim Knorpel gehen sie in die elastische Schicht des Perichondriums über (Martinotti). Strahlen sie in die Haut aus (am Gesicht), so sind die Enden spitzer und oftmals geteilt und in der Cutis zwischen den Haaren und den Talgdrüsen gelegen.

Bei den Kaninchen konnte Podwyssozki einen engen Zusammenhang der Maulmuskeln mit dem Epithel der Lippe verfolgen, wie dies bei anderen Säugetieren nicht möglich war. Dicht unter dem Epithel der Lippenschleimhaut entsteht aus einem Muskelfaserbündelchen ein pinselartiges Gebilde, bestehend aus Fibrillen und Fibrillenbündelchen, welche am Epithel in zarte sehnenartige Fasern übergehen, die in das Stratum mucosum hineinreichen und jedenfalls dann in den interzellulären Spalten des Epithels enden.

c) Die Verbindung der Sehne mit anderen Organen.

Die Bestandteile der Sehne gehen am Knochen entweder bis an diesen heran — es fehlt dann das Periost —, oder sie laufen in die gleich-

artigen der Beinhaut unmittelbar ohne Grenze über. Das letztere gilt auch vom Ansatz der Sehne an den Knorpel und an Bänder und ebenso von ihrem Übergange in Fascien.

4. Die Entwicklung der Muskeln und Sehnen.

Die Entwicklung der quergestreiften **Muskelfasern** ist auf S. 72 geschildert worden.

Die Zunahme des ganzen Muskels an Länge und Dicke erklärt sich einmal aus dem Längen- und Dickenwachstum sämtlicher Fibrillenbündel, weiter aber auch aus der von Weifsmann, Kölliker und Felix gemachten Beobachtung, dafs eine Vermehrung der Muskel-

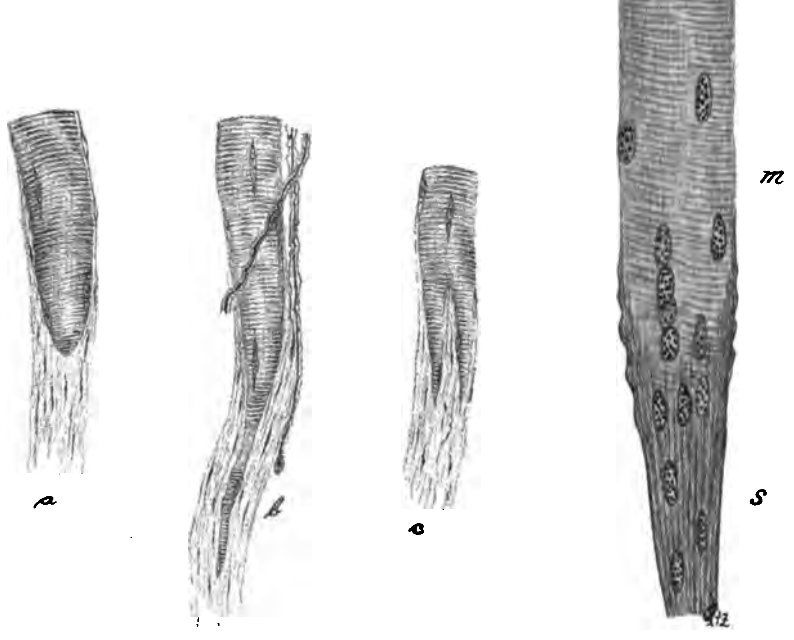


Fig. 95. Muskelendigungen an den Sehnen. Aus dem M. rectus superior oculi vom Pferde. Kontraktionszustand. Bei *b* markhaltige Nervenfasern; die eine mit Muskelsehnenkörperchen. Goldfärbung nach Löwit-Fischer. Vergr. Leitz. Obj. 5. Oc. 0. (Tereg.)

Fig. 96. Übergang einer Muskelfaser (*m*) in das Sehnengewebe (*s*) aus dem Augenmuskel der Ziege. Vergr. Zeifs. 1/12. Oc. 4.

fasern durch Längsspaltung stattfindet. Das letztere gilt sowohl für den embryonalen Muskel wie für denjenigen der postembryonalen Zeit bei jugendlichen wie älteren Individuen.

Nach Morpugo geschieht die postembryonale Dickenzunahme der Muskeln lediglich infolge Zunahme der kontraktilen Substanz und ist unabhängig von der Vermehrung der Fasern und deren Kerne.

Wie die Muskeln so nehmen auch die **Sehnen** ihren Ausgang von Embryonalzellen. Anfangs rundlich wachsen diese in die Länge, werden spindelförmig und scheiden eine Zwischensubstanz ab, welche stark fibrillär wird. Durch Vermehrung dieser Fibrillen werden die Zellen

auseinandergedrängt, bleiben aber durch Ausläufer im Zusammenhange. Es entsteht auf diese Weise die netzartige Anordnung der Sehnenzellen. Die Fibrillen der Zwischensubstanz bilden die Sehnenfibrillen.

Das Nackenband (Ligamentum nuchae).

Unter den elastischen Bändern nimmt das Nackenband insofern eine besondere Stellung ein, als dasselbe die Wirkung der Streckmuskeln des Kopfes und Halses wesentlich unterstützt und auf diese Weise ein Hilfsorgan des Muskelsystems darstellt. Bei den Haussäugetieren verschieden entwickelt, besteht es hauptsächlich aus elastischem Gewebe.

„Schwalbe findet im Nackenband der Wiederkäuer eine parallele Anordnung der elastischen Fasern in Form von Bündeln. Im Innern desselben stehen die Fasern durch sehr spitzwinklige Anastomosen untereinander in Zusammenhang, so dafs sie ein Netz mit sehr langgestreckten Maschen darstellen. Die elastischen Faserbündel sind meist breiter als die sekundären Sehnenbündel und unregelmäfsig begrenzt. Die zwischen ihnen freibleibenden Räume sind von lockerem Bindegewebe erfüllt. Die elastischen Fasern selbst sind nicht von regelmäfsig kreisrundem Querschnitt, sondern an der Peripherie mit einer oder mehreren, oft weit eindringenden Kerben versehen, welche die ursprüngliche Zusammensetzung der Fasern aus mehreren verschmolzenen noch dokumentieren. Innerhalb eines Bündels werden sie durch eine glashelle, homogene, in verdünnter Essigsäure quellbare, weiche Kittsubstanz, in welcher vielfach gewöhnliche Bindegewebsfibrillen verlaufen, zusammengehalten. Platte Bindegewebsfibrillen finden sich in den Bündeln ebenfalls eingestreut. Eine Untereinteilung der elastischen Faserbündel in primäre Bündel, wie bei der Sehne, existiert nicht. Saftkanälchen sind ebenfalls nicht nachweisbar, vielmehr wird die interfibrilläre oder Grundsubstanz von der Ernährungsflüssigkeit gleichmäfsig durchtränkt. Es kann dies durch Einstichinjektion leicht demonstriert werden. Dagegen finden sich grofse, in den bindegewebigen Interstitien longitudinal mit den elastischen Fasern verlaufende Lymphkapillaren, welche durch feinere, quer verlaufende Lymphgefäfse vielfach untereinander in Verbindung stehen. Aufserdem werden aber konstant Teile eines Systems von Bindegewebsspalten, welche sich in dem lockeren Bindegewebe zwischen den elastischen Faserbündeln befinden, gefüllt, und zwar in Form eines gleichmäfsig injicierten Netzwerkes. Eine Endothelzeichnung läfst sich nach Silberbehandlung an den Wandungen der Bindegewebsspalten nicht nachweisen. In die interfibrilläre oder Grundsubstanz der elastischen Faserbündel dringt die Injektionsmasse sowohl von den Bindegewebsspalten herein, als auch von den kleineren Lymphgefäfsen, die sich nicht selten dicht der Oberfläche eines elastischen Bündels anschmiegen. Die Dehnung des Nackenbandes wirkt fördernd auf den Lymphstrom.“ (Tereg.)

Pfeuffer stellte mittels der Pepsin- und Trypsinverdauung folgende Unterschiede im Bau des Lig. nuchae beim Kalbe, beim jungen, ein Jahr alten Rinde und beim erwachsenen Ochsen fest: die elastischen Fasern des Ochsen aus dem Innern des Bandes waren 9—10 μ, die Fasern vom Rinde 7,2 μ und diejenigen vom Kalbe 2,7—3,6 μ breit. Zwischen den elastischen Fasern des Ochsen und des jungen Rindes befand sich ein fibrilläres, stark geschlängeltes Bindegewebe; dasselbe war beim Kalbe nur spärlich vorhanden, dafür reicher an Gefäfsen.

Bezüglich des Baues der im Nackenband vorkommenden Blutgefäfse ist hervorzuheben, dafs sich bei Hunden und Katzen an denselben ähnliche spindelförmige Erweiterungen finden, wie sie hinsichtlich der roten Muskeln des Kaninchens erwähnt worden sind (S. 78).

Literatur *). Bowmann, Philosophical Transactions. 2. T. 1840 u. 1. T. 1841. — Kölliker, Über den Bau und die Verbreitung der glatten Muskeln. Z. f. wiss. Zool. Bd. 1. 1849. — Walther, C. R., Nonnulla de musculis laeribus. Diss. Leipzig 1851. — Fick, A., Über die Anheftung der Muskelfasern an d. Sehnen. Arch. f. Anat., Physiol. und wissensch. Medizin. S. 425. 1856. — Rollet, Wiener Sitzungsber. Bd. 21. 1856. — Rouget, Ch., Recherches sur les élements des tissus contractiles in Gaz. méd. No. 1. 1857. — Höckel, Canstatts Jahresbericht 1857. — Leydig, Histologie. Frankfurt a. M. 1857. — Amici, Jl Tempo. Vol. 2, p. 328. 1858. — v. Biesiadecki A., und Herzig, A., Die verschiedenen Formen der quergestreiften Muskelfasern. Sitzungsbericht d. math.-nat. Klasse der Kaiserl. Akademie d. Wissensch. Wien. Bd. 33, S. 146. 1858. — Brücke, E., Untersuchung über den Bau der Muskelfasern mit Hilfe des polarisierten Lichtes. Denkschr. d. math.-nat. Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissensch. Wien. Bd. 15. 1858. — Krause, Über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. rat. Med. S. 265. 1858. — Herzig, Wiener Sitzungsberichte. Bd. 30, S. 73. 1858. — Munk, H., De fibra musculari. Diss. 1859. — Beale, Philosophical Transactions. 1860 II., 1862 II. — Weifsmann, A., Über das Wachsen der quergestreiften Muskeln nach Beobachtungen am Frosch. Zeitsch. f. rat. Medizin. Bd. 10, 1860 u. Bd. 12, 1862. — Margo, Neue Untersuchungen über d. Entwicklung, d. Wachstum, d. Neubildung u. d. feineren Bau d. Muskelfasern. Denkschrift d. Kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 20. Wien 1862. — Kühne, W., Die Muskelspindeln. Ein Beitrag zur Lehre von der Entwicklung der Muskel- und Nervenfasern. Virchows Archiv. Bd. 28. 1863.*) — Wagener, G. R., Über die Muskelfasern der Evertebraten. Reichert's Archiv. 1863. — Engelmann, W., Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Nerven- und Muskelfasern. Jen. Zeitschr. 1864. — Beale, Quart. Journ. of micr. Science. 1864. — Cohnheim, J., Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfaser. Virch. Arch. Bd. 34. 1865. — Hensen, Über ein neues Strukturverhältnis der quergestreiften Muskelfasern. Arbeiten d. Kieler physiolog. Instituts. S. 1. 1868. — Krause, W., Anatomie des Kaninchens. 1868. — Derselbe, Über den Bau der quergestreiften Muskelfaser. Göttinger Nachrichten Nr. 17. 1868. — Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. 1. 1868.*) — Schwalbe, Beiträge zur Kenntnis der glatten Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 4. — Krause, Die motorischen Endplatten. Z. f. Biol. Bd. 5. 1869.*) — Heppner, C. L., (Petersburg), Über ein eigentümliches Verhalten der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5, S. 137. 1869. — Montgomery, Zentralbl. f. med. Wiss. Nr. 411, S. 163. 1870. — Flögel, J. H. L., Über die quergestreiften Muskeln der Milben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8, S. 69. 1872. — Grunmach, E., Über die Struktur der quergestreiften Muskelfaser bei den Insekten. Dissert. Berlin 1872. — Krause, Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe, Bd. 33, S. 265. 1872. — Merkel, Fr., Der quergestreifte Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8, S. 244. 1872. — Arndt, R., Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9, S. 481. 1873.*) — Tergast, P., Über das Verhältnis von Nerv und Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9, S. 36. 1873.*) — Engelmann, Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. Pflügers Arch. Bd. 7, S. 33 u. 155. 1873. — Merkel, Der quergestreifte Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9, S. 292. 1873. — Wagener, G. R., Über die quergestreifte Muskelfibrille. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9, S. 713. 1873. — Gerlach, J., Das Verhältnis der Nerven zu den willkürlichen Muskeln. Leipzig 1874.*) — Wagener, Über einige Erscheinungen an den Muskeln lebendiger Corethra plumicornis-Larven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10, S. 297. 1874. — Calberla, Studien über die Entwicklung der quergestreiften Muskeln und Nerven der Amphybien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. S. 442. 1875.*) — Frey, H., Handbuch d. Histologie. 5. Aufl. 1876. — Krause, W., Medizinisches Zentralblatt. S. 211 u. 401. 1874.*) — Allgem. und mikr. Anat. S. 12. 1876.*) — Rauber, A., Über Nervenendigung in Sehnenscheiden. Sitzungsber. d. naturf. Ges. zu Leipzig. S. 5. 1876.*) — Gerlach, J., Über das Verhältnis der nervösen und kontraktilen Substanz des quergestreiften Muskels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13, S. 398. 1877. — Fischer, E.,

*) Die mit * versehenen Literaturangaben beziehen sich auf Nerven in der Muskulatur.

Über die Endigung der Nerven im quergestreiften Muskel der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13. 1877. — Toldt, C., Gewebelehre. S. 183. 1877. — Froriep, A., Über das Sarkolemma und die Muskelkerne. Arch. f. mikr. Anat. u. Phys. Anat. Abt. S. 425. 1878. — Ranvier, Traité technique d'histologie. 1875, 1878. — Golgi, Sui nervi dei tendini e di un nuovo organo nervoso terminale musculo tendineo. Memorie della R. Akad. delle Sc. di Torino. Bd. 32. 1880.*) — Contribuzione alla istologia normale et pathologia dei muscoli volontari. Milano 1880. — Amatazioni interno all' istologia normale e pathologia dei muscoli volontari. — Chittenden, Unters. Heidelb. phys. Instit. Bd. 3. 1879. — Ranvier, L., Leçons d'Anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880. — Wagener, G. R., Über die Entstehung der Querstreifen auf d. Muskeln und die davon abhängigen Erscheinungen. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Jahrg. 1880. — Schwalbe, G., Über das Gesetz des Muskelnerveneintritts. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt. S. 167. 1879.*) — Krause, W., Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19. 1881.*) — Merkel, Fr., Über die Contraktion der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19, S. 649. 1881. — Wolff, W., Über Nervenendigungen im quergestreiften Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19, S. 331. 1881.*) — v. Ebner, V., Unters. über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig 1882. — v. Thanhoffer, L., Beiträge zur Histologie und Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern. A. f. mikr. Anat. Bd. 21, S. 26. 1882.*) — Rouget, Compt. rend. Vol. 92. 1882. — Martin, H., Recherches sur la structure de la fibre musculaire striée et sur les analogies de structure et de fonction entre le tissu musculaire ef les cellules à batonnets (protoplasma strié) Arch. de physiol. norm. et pathol. série II. T X 2. semestre 1882. — Nasse, O., Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelsubstanz. Leipzig 1882. F. C. W. Vogel. — Bremer, Über Endigungen der markhaltigen und marklosen Nerven im quergestreiften Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21. 1882.*) — Über die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883.*) — Luks, C., Über die Brustmuskulatur der Insekten. Dissert. Königsberg. Jena 1883. — Rossi, Mem. de Bologna. 1883.*) — Nicolaides, R., Über die karyokinetischen Erscheinungen des Muskelkörpers während des Wachstums der quergestreiften Muskeln. Arch. für Anatomie u. Physiologie. 1883. — Wagener, G. R., Die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln. Pflügers Arch. d. gesamt. Physiolog. Bd. 30. 1883. — Rauber, A., Über die Endigung sensibler Nerven in Muskeln und Sehnen. Stuttgart 1882.*) — Carnoy, Biologie cellulaire. p. 193. 1884. — v. Ebner, V., Die Histologie des quergestreiften Muskels. Congrès périod. internat. des sciences med., C. R. I. Sect. d'anat. S. 53. — Gefsler, Die motorischen Endplatten. Leipzig 1885. — Krause, Die Nervenendigung in den Muskeln. Internat. Monatsschr. f. Anat. Bd. 5, Heft 2 u. 3. 1885.*) — Rollet, A., Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Deutsche Akad. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. 49 u. 51. 1885. — v. Leydig, Zelle und Gewebe. 1885. — Melland, Quaterly Journ. of mic. Scienc. Vol. 25, No. 5, p. 371. 1885. — Paneth, J., Die Entwicklung von quergestreiften Muskelfasern von Sarcoblasten. Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math. naturw. Abt. Bd. 92. 1885. — Macallum, Quart. Journ. Vol. 27. 1886. — Van Gehuchten, A., Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. La Cellule T. II. p. 289. 1886. — Kühne, W., Neue Untersuchungen über die motorische Nervenendigung. Z. Biol. München. Bd. 23, Heft 1. 1886.*) — Ranvier, Compt. rend. 1887. — Mayer, S., Die sogenannten Sarkoblasten. Anat. Anz. Bd. 1. 1886. — Arnstein, Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anat. Anz. Bd. 2, Nr. 5. 1887. — Ellenberger, Vergleichende Histologie der Haussäugetiere. 1887. — Engelmann, Quaterly Journ. of. mic. Scienc. Vol. 28, No. 5, p. 75, 1887 u. Vol. 31, p. 65. 1890. — Kunkel, A. J., Studien über die quergestreifte Muskelfaser. Festschr. 1887. — Podwyssozki, W., Über die Beziehungen der quergestreiften Muskeln zum Papillarkörper d. Lippenhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887. — Kultschitzky, N., Über die Art der Verbindung glatter Muskelfasern miteinander. Biol. Zentralbl. Bd. 7, S. 572. 1887—1888. — Cattaneo, Organes nerveux terminaux musculo-tendineux etc. Archives Ital. de Biologie T. X. 1888.*) — Rollet, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888. — Kerschner, Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Endorgane. Anat. Anz. Bd. 3, S. 288. 1888.*) — Derselbe, Bemerkungen über ein besonderes Muskelsystem im willkürl. Muskel. Anat. Anz. Bd. 3, S. 126. 1888. — Kölliker, Über den Bau der quergestreiften Muskelfaser. Internat. Münchener Med. Wochenschrift. S. 528. 1888. — Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Z. f. wiss. Zool. Heft 4, S. 689. 1888. — Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1888. — Ziegler und Nauwerk, Beitr. zur path. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 4. 1888. — Gruenhagen, Über die Muskulatur und die Bruch'sche Membran der Iris. Anat. Anz. Bd. 3, Nr. 1. 1888. — Van Gehuchten, Cellules musculaires striées, ramifiées et anastomosées. Verh. d. Anat. Ges. 3. Vers.

S. 100. 1889. — Wörtz, E., Ein Beitrag zur Chemie der roten und weifsen Muskeln. Inaug.-Diss. 1889. — Kölliker, Hb. d. Gewebelehre. 6. Aufl. 1889. — Derselbe, 1) Muskelknospen vom Menschen, 2) Golgische Sehnenspindeln vom Kaninchen usw. Verh. d. Anat. Ges. 3. Vers. S. 135. 1889.*) — Browicz, T., Über das Verhalten von Kittsubstanz der Herzmuskelzellen. 1889. — Busachi, Über die Neubildung von glattem Muskelgewebe. Beiträge zur pathol. Anat. und allgem. Path. Bd. 4, S. 2. 1889. — Felix, W., Über das Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Z. f. wiss. Zool. Bd. 48. 1889. — Gage, S. Th., The intermuscular endings of fibres in the skeletal muscles of the domestic and laboratory animals. Proceed. of the Americ. Soc. of. Microscop. S. 137. 1890. — Haycraft, J. B., Die Querstreifung des Muskels. Verh. d. X. internat. mediz. Kongr. Berlin. Bd. 2, S. 17. 1890 und Zeitschr. f. Biol., Bd. 28. Neue Folge. Bd. 18, S. 105. 1890. — Retzius, G., Muskelfibrillen und Sarkoplasma. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. 1, S. 51. 1890. — Marschall, Quaterly Journ. of mic. Scienc. Vol. 28, No. 5, p. 75. 1887 u. Vol. 31, p. 65. 1890. — Dogiel, A. S., Methylenblautinktion der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35. 1890.*) — Obregia, A., Über die Nervenendigungen in den glatten Muskelfasern des Darmes beim Hunde. Verh. des X. internat. med. Kongr. Berlin. Bd. 2, Abt. 1, S. 148. 1890.*) — Barfurth, Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38, S. 38. 1891. — Christomanos, A. und Edm. Ströfsner, Beitrag zur Kenntnis der Muskelfasern. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Abt. 3, S. 417. 1891.*) — Steinach, E., Pigmentierte glatte Muskelfasern. Verhdl. d. Anatom. Ges. 5. Vers., S. 270. 1891. — Klecki, K., Experiment. Unters. über die Zellbrücken in d. Darmmuskulatur der Raubtiere. Dorpat 1891. — Schiefferdecker-Kossel, Gewebelehre. Bd. 2. Braunschweig 1891. — Knoll, Ph., Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch. Bd. 58, S. 633. 1891. — Mihàjlovits, N., Beitrag zur Kenntnis des inneren Baues der quergestreiften Muskelfasern. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 5, S. 265. 1891. — Rollet, Über die Streifen N (Nebenscheiben) des Sarkoplasma und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891. — Schäfer, E. A., On the structure of cross-striated muscle. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. 8, Heft 5, S. 177. 1891. — Solger, B., Über Kernreihen im Myocard. Mitt. d. naturw. Vereins für Neupommern u. Rügen. 1891. — Derselbe, Zur Kenntnis und Beurteilung d. Kernreihen im Myocard. Anat. Anz. Bd. 18. — Ballowitz, E., Über d. feineren Bau d. Muskelsubstanzen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39, Heft 2, S. 291. 1892. — De Bruyne, C., Contribution à l'étude de l'Union intime des fibres musculaires lisses. Archives de Biol. Tousc. XII. Février 1892. — Eimer, G. H. Th., Die Entwicklung und Ausbildung d. Muskelgewebes, insbesondere d. Querstreifung derselben als Wirkung ihrer Tätigkeit betrachtet. Z. f. wiss. Zool. Bd. 53, S. 67. 1892. — Rich. Ewald j., Ein Beitrag zur Erkenntnis der Querstreifung des Muskels. Arch. f. d. gesamt. Physiol. Bd. 52, Heft 3 u. 4, S. 186. 1892. — Haidenhain, M., Über Kern und Protoplasma. Köllikers Festschrift. 1892. — Krösing, R., Über die Rückbildung und Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern. Virchows Archiv. Bd. 128, Heft 3, S. 445. 1892. — Nicolas, A., Note sur les ponts intercellulaires des fibres musculaires lisses. Bull. des séances de la soc. des sciences de Nancy. p. 601. 1892. — Solger, B., Zur Kenntnis d. Wirkung des Äthylalkohols auf die Gewebe. (Knorpel- u. Muskelgewebe.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39, Heft 2, S. 343. 1892. — v. Tanhoffer, L., Neuere Untersuchungen über d. Bau und d. Nervenendigung d. quergestreiften Muskelfasern. Ungar. A. für Med. Jahrg. 1, S. 235. 1892.*) — Derselbe, Über die Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern und über Re- und Degeneration derselben im lebend. Körper. A. A. Jg. 7, Nr. 19/20, S. 635. 1892.*) — Ruffini, A., Sur la terminaison nerveuse dans les faisceaux musculaires et sur leur signification physiologique. Laboratoire de clinique médicale de Bologne. A. italiennes de Biologie. T. 18. 1892 F 1 p. 106—114. 1892.*) — Derselbe, Sur un reticule nerveux spécial et sur quelques corpuscules de Pacini qui se trouvent en connexion avec les organes musculo-tendineux du chat. Laboratoire de la clinique médicale de Bologne. Arch. italiennes de biologie. T. 18. 1893.*) — Retzius, G., Zur Kenntnis der motorischen Nervenendigungen. Biolog. Unters. Neue Folge. Bd. 3, S. 41—52. 7 Taf. 1892.*) — v. Lenhossek, Histologische Mitteilungen (Nervenendigungen usw.). Würzburger Sb. der physik.-med. Ges. Nr. 10. S. 156—158.*) — Haidenhain, M., Über das Vorkommen von Interzellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äufseren Keimblattes und deren theoretische Bedeutung. Anat. Anz. S. 404. 1893. — Kerschner, L., Über die Fortschritte in d. Erkenntnis d. Muskelspindeln. Anat. Anz. S. 449. 1893.*) — Smirnow, A. E., Über die Nervenendigungen in den Sehnen bei Rana temperaria, R. esculenta u. Bufo vulgaris. Petersburg. Beilage z. Bd. 73 d. Schriften d. K. Akad. d. Wiss. (Russisch.) 1893.*) — Knoll, Zur Lehre von der doppelt schräggestreiften

Muskelfaser. Sb. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 101, Heft 8–10, Abt. 3, S. 498. 1893. — Schaffer, J., Beiträge zur Histologie und Histogenese d. quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sb. d. K. Akad. d. Wiss. Bd. 102, Heft 1, 2, Jg. 1893, Abt. 3. — v. Tanhoffer Ludwig, Neuere Beiträge zur Nervenendigung d. quergestreiften Muskelfasern. Mathem. naturw. Berichte aus Ungarn. Bd. 11, Nr. 4, S. 22. 1893.*) — Przewoski, E., Über die Verbindungsweise der Muskelzellen im Herzen des erwachsenen Menschen. 1893. — Bohemann, H., Interzellularbrücken und Safträume d. glatten Muskulatur. Anat. Anz. Bd. 10, S. 305. 1894. — Forster, L., Zur Kenntnis der Muskelspindeln. Aus d. pathol. Institut in Bern. A. f. path. Anat. Bd. 137, Heft 1, S. 121.*) — Werner, Guido, Zur Histologie d. glatten Muskulatur. Jurgew. 8°. Inaug.-Diss. 1894. — Golgi, Untersuchungen über den feineren Bau des zentralen und peripheren Nervensystems. 1894.*) — Heitzmann, L., Bau und Entwicklungsgesch. d. quergestreift. Hautmuskels Platysma myoides. A. f. Dermatol. und Syphil. Bd. 33, Heft 1/2, 1895. — Retzius, G., Verzweigte quergestreifte Muskelfasern. Biol. Unters. Bd. 7, S. 65. 1885. — de Bruyne, C., Berichtigung zu H. Bohemanns vorläufiger Mitteilung über Interzellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur. 3 Abb. A. A. Bd. 10, Nr. 18, S. 561. 1895. — Knoll, Ph., Einige Bemerkungen zur Lehre von der Beschaffenheit und Funktion der Muskelfasern. Lotos: Neue Folge. Bd. 15, 43, S. 25. 1895. — Nufsbaum, M., Über den Verlauf und die Endigung peripherer Nerven. Verh. der Anat. Ges. auf der 9. Vers. in Basel. S. 26 u. S. 241. 1895.*) — Gaule, J., Über eigentümliche Wachstumsvorgänge in den Muskeln. Deutsche med. Wochenschr. Jg. 21, Nr. 44. S. 723. 1895. — Der Einfluſs d. Nervensystems auf d. Wachstumserscheinungen in den Muskeln. Ebenda S. 725. 1895. — Gad, J., Über eine leichte und sichere Methode, die Nervenendigungen an Muskelfasern und Gefäſsen nachzuweisen. Arch. f. Physiol. 1895.*) — Marchesini, R. und F. Ferrari, Unters. über die glatte u. d. gestreifte Muskelfaser. Anat. Anz. S. 138. 1895. — Sihler, Über eine leichte und sichere Methode, die Nervenendigung an Muskelfasern und Gefäſsen nachzuweiſsen. Arch. f. Anat. und Phys. Physiol. Abt. Heft 1/2, S. 202. 1895.*) — Fusari, R., Etude sur la structure des fibres musculaires striées. C. R. 11. congr. internat. des sciences médic. à Rome. A. ital. de Biologie. T. 21. F. 2. p. 9–10. — Weifs, F. E. et Dutil, A., Sur le développement des terminaisons nerveuses dans les muscles à fibres striées. C. R. de l'acad. des sciences de Paris T. 121, No. 18, S. 613. — Recherches sur le fuseau neuro-musculaire. C. R. de la Soc. de Biol., S. 10 T III No. 10.*) — Knoll, R., Zur Lehre von den Muskelfasern. Lotos Bd. 15, S. 25. 1895. — Unna, P. G., Die spez. Färbung der glatten Muskelfasern. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 19, Nr. 10, S. 533. 1895. — Timofejew, D. A., Über die Endigungen der Nerven in den männlichen Geschlechtsorganen der Säugetiere und des Menschen. Diss. Kasan 1896.*) — Negro, Contributo all' istologica del sarcolemma delle fibre muscolari striate. G. A. M. T. p. 545. — Gruvel, A., Histologie de l'appareil musculaire des Cirrhipèdes. Bibliogr. Anat. No. 2, p. 107. 1897. — Langhans, Th., Anat. Beiträge zur Kenntnis der Cretinen. Virchows Arch. Bd. 149, Heft 1, S. 155. 1897. — Ruffini, Recherches ultérieures sur les organes nerveux terminaux dans le connectif sous-cutané de la pulpe des doigts de l'homme. Periodico del Laboratorio di Anat. normal. della R. Univ. di Roma. Vol. 5. 1896 *) — Sopra due speciali modi d'innervazione delgi organi di Golgi con riguardo speciali alla struttura del tendinetto dell Organo musculo-tendineo ed alla maniera di comportarsio delle fibre nervose vasomotori nel perimisio del gatto Considerazioni fisiologiche sul senso specifico muscolare. Riverche fatte nel Laboratorio di Anatomia normale della R. Univ. di Roma éd in altri Labor. biol. Vol. 6. 1898.*) — Sulla fine Anatomia dei fusi neuri-muscolari del gatto e sul loro significato fisiologico. Dal Labor. d'Itolog. ed. Embryol. dell' Ospedale di Lucignano (Arezzo). 1898. Journ. of Physiol. Vol. 23, No. 3. 1898.*) — Huber, C. und de Witt, L., A contribution on the Motor-Nervo-endings and on the Nerve-endings in the Muscle-spindles. Journ. of. comparat. Neurol. Vol. 7. 1898.*) — Schultz, P., Die glatte Muskulatur d. Wirbeltiere. Archiv für Anat. u. Phys. Phys Abt. Jg. 1895, Heft 3/4, 5/6, S. 517. — Nörner, C., Zur Untersuchung der Muskelfasern bei Rindern. Z. f. wiss. Mikroskopie. Bd. 13, Heft 2, S. 205. 1896. — Sihler, Chr., Über Muskelspindeln und intramuskuläre Nervenendigungen bei Schlangen und Fröschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46, Heft 4, S. 709. 1895.*) — v. Bardeleben, K., Muskelsystem. Jahresber. Fortschr. Anat. Entwicklungsgesch. N. F. Bd. 2, S. 329. 1896. — Über die Innervierung von Muskeln, insbesondere an den menschlichen Gliedmafsen. Verh. anat. Ges. 11. Vers. Gent. Anat. Anz. Bd. 13, S. 38. Suppl. 1897.*) — Nufsbaum, M., Nerv und Muskel. A. f. mikr. Anat. S. 416. 1896.*) — Schiefferdecker, Muskelgewebe. Jahresber. Fortschr. Anat. Entw.-Gesch. N. F. Bd. 2, S. 152. 1896. — Schultz, P., Quergestreifte und längsgestreifte Muskeln. Arch. Anat. u. Phys. Phys. Abt. S. 329. 1897. — Mac Callum: On the Histology and Histogenesis of the Heart Muscle. Cell. Anat. Anz. Bd. 13. 1897. — Mac Dougall, W., On the structure of cross-striated muscle,

and a suggestion as to the nature of its contraction. Journ. Anat. and Phys. Vol. 31, P. 3, p. 410 u. P. 4, p. 539. 1897. — Garnier, G., Sur l'apparence de ponts intercellulaires produite entre les fibres musculaires lisses par la présence d'un réseau conjonctif. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie. No. 5, p. 405. 1897. — Hoche, Recherches sur la structure des fibres musculaires cardiaque. Bibl. anatom. 1897. — Rutherford, Wm., On the structure and contraction of. striped muscular. fibre. Journ. Anat. and Phys. Vol. 31, p. 309. — Ramón, Rivista trimestrial micrográfica. T. 2, p. 181. 1897. — Triepel, H., Zu den Zellbrücken in der glatten Muskulatur. Anat. Anz. Bd. 13, S. 501. 1897. - De Crescenzo, D., Contributo alla conoscenza istologica della fibra muscolare striata. (Napoli. Tip. Muca.) — Arnold, J., Über feinere Struktur und Architektur d. Zellen. III. Muskelgewebe. Arch. mikr. Anat. Bd. 52, S. 762. 1898. — Mac Callum, J. Br., On the Histogenesis of the Straited muscle fibre and the growth of the human Sartorius Muscle. Johns Hopkins Hosp. Bullet. 1898. — v. Csiky, J., Die Nervenendigungen in d. glatten Muskelfasern. Math. naturw. Ber. aus Ungarn. Bd. 14, S. 214. 1898. — Böhm und von Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 1898. — Frohse, Fr., Über die Verzweigung d. Nerven zu und in d. menschl. Musk. Anat. Anz. Bd. 14, Nr. 13, S. 321. 1898.*) — Hoehl, E., Über das Verh. d. Bindegew. zur Muskul. Anat. Anz. Bd. 14, S. 253. 1898. — Polumordwinow, D., Zur Morphologie d. nervösen Endapparate in den willkürlichen Muskeln (Russisch). Newrologitschesski Westnik, Bd. 7, Heft 1. Ref. in La Semaine méd. S. 73. 1898.*) — Recherches sur les terminaisons nerveuses sensitives dans les muskles striés volontaires. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 128, No. 13, p. 845.*) — Haidenhain, M., Beiträge zur Aufklärung d. wahren Wesens der faserförmigen Differenzierung. Anat. Anz. Bd. 16, S. 97. 1899. — Struktur d. kontraktilen Materie. Struktur d. quergestreiften Muskels. Ergebnisse von Bounet und Merkel. 1899. — Hoyer, H., jun., Über die Struktur u. Kernteilung d. Herzmuskelzellen. Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1899. Novemb. — Wallbaum, O., Untersuchung über die quergestreifte Muskulatur mit besonderer Berücksichtigung der Fettinfiltration. Arch. pathol. Anat. Bd. 158, Heft 1, S. 170. 1899. — Kölliker, Golgische Sehnenspindeln vom Kaninchen. Verh. d. Anat. Gesellsch. 1899.*) — Bottazzi und Grünbaum, On plain muscle. Journ. Physiol. Vol. 24, No. 1, p. 51. 1899. — v. Lenhossek, M., Das Mikrozentrum d. glatten Muskelfasern. Anat. Anz. Bd. 16, Nr. 13 u. 14, S. 334. 1899. — Martinotti, C., Sur la réaction des fibres élastiques avec l'emploi du nitrate d'argent et sur la les rapports entre le tissu élastique et le tissu musculaire. Anat. Anz. Bd. 16, S. 201. 1899. — Meek, A., Further Note on the Post-Embryonal History of striped Musclés in Mammals. Anat. Anz. Vol. 15, No. 23, p. 474. 1899. — Morpurgo, B., Über die postembryonale Entwicklung d. quergestr. Muskeln von weifsen Ratten. Anat. Anz. Bd. 15, S. 200. — Über die Verhältnisse d. Kernwucherung zum Längenwachstum d. quergestreiften Muskelfasern d. weifsen Ratten. Anat. Anz. Bd. 16. 1899. — Schaffer, J., Zur Kenntnis d. glatten Muskelzellen, insbesondere ihre Verbindung. Zeitsch. f. w. Zool. Bd. 66, Heft 2, S. 214. 1899. — Smirnow, A. E., Über die Beziehungen zwischen dem Muskel- und elastischen Gewebe bei d. Wirbelt. Anat Anz. Bd 15, S 484. 1899. — Baum, J., Anat. Hefte. 42/43. 1899.*) — v. Ebner, W., Über Kittlinien der Herzmuskelfasern. Sitzber. d. Wien. Akad. Math.-nat. Kl. Bd. 109. Abt. 3. 1900. — Durante, G., De la dégénerescence dite granuleuse protéique de la fibre musculaire striée. Tuméfaction trouble et désintégration granuleuse. Bull. et mém. soc. anat. Par., Février 1900. p. 101. — Godlewski, E., Über Kernvermehrung in den quergestreiften Muskelfasern d. Wirbeltiere. Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie. 1900. Avril. — Maurer, F., Rumpfmuskulatur d. Wirbelt. u. Phylogenie d. Muskelfasern. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 9. 1900. — Hauck, L., Untersuchungen zur normalen und pathol. Histologie der quergestreiften Muskulatur. D. Z. Nervenheilk. Bd. 17, Heft 1/2, S. 57. 1900. — Henneberg, B., Das Bindegewebe in d. glatten Muskulatur und d. sog. Interzellularbrücken. Anat. Heft. Heft 44, S. 303. 1900. — Pick, L., Zur Kenntnis vom Aufbau der Uterussubstanz Berl. med. Ges. Sitzber. 23. Jan. 1900. Ref. in Allg. med. Zentralztg. Nr. 46, S. 537. 1900. — Sihler, C., Die Muskelspindeln. Kerne und Lage d. motorischen Nervenendigung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56, S. 334. 1900.*) — Derselbe, Neue Unters. über d. Nerven d. Muskeln mit besonderer Berücksichtigung umstrittener Fragen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 68, Heft 3. 1900.*) — Solger, B., Zur Kenntnis und Beurteilung d. Kernreihen im Myocard. Anat. Anz. S. 115. 1900. — Bardeen, Ch. R., The developpment of the musculature of the body wall in the pig including its histogenesis aud its relations to the myotomes and to the skeletal and nervous apparatus. — John Hopkins Hosp. Rep. Vol. 9. 1900. — Triepel, H., Die Elastizität d. gelben Bindegewebes und d. quergestreiften Muskulatur. Anat. Hefte, Heft 45, S. 317. 1900. — Creratin, Fr., Über Muskelspindeln von Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 19, S. 173. 1900.*) — Szymonowicz, Lehrbuch der Histologie. 1901. — Godlewski, E., Über d. Entwicklung d. quergestreiften muskulösen Gewebes. Bull.

d. Krakauer Akad. 1901. — Heidenhain, M., Über die Struktur d. menschl. Herzmuskels. Anat. Anz. Bd. 20. 1901. — Ellenberger, W., und G. Günther, Grundriſs der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. Berlin 1901. — Hoyer, H., Über d. Kontinuität d. Fibrillen in d. Herzmuskelzellen. Bull. d. Krakauer Akad. 1901. — Cavalié, M., Sur les terminaisons nerveuses motrices dans les muscles striés chez le lapin. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris T. 54, No. 31, p. 1280. 1092.*) — Godlewsky, E., jun., Die Entwicklung d. Skelett- und Herzmuskelgewebes d. Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 60, S. 111. 1902. — Huber, G. C., Neuro-muscular spindles in the intercostal muscles of the cat und Note on the structure of the motor nerve endings in voluntary muscle. The american Journ. of. Anat. Vol. 1, No. 4, S. 520. 1902.*) — Dogiel, A. S., Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Diaphragmas beim Menschen und bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59, S. 1. 1902.*) — Levinsohn, Über d. Verh. d. Nervenendigungen in den äuſseren Augenmuskeln d. Menschen. Ber. d. 29. Vers. d. Ophthalmol. Ges. S. 255. 1902.*) — Hofmann, H. K., Beitrag zur Kenntnis der Purkinje'schen Fäden im Herzmuskel. Z. f. w. Zool. Bd. 71, Heft 3. 1902. — Perroncito, A., Studi ulteriori sulle terminazioni dei nervi nei muscoli a fibre striate. Rendic. Istit. Lomb. Sc. e. Lett., Ser 2. Vol. 35. Fasc 16, p. 677. 1902.*) — Marceau, F., Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. C. R. Soc. biol. Paris. T. 53, No. 21. — Note sur la structure du coeur chez les vertébrés infirieurs. Ibid. No. 26. 1902. — Note sur la structure des fibres musculaires cardiaques chez les oiseaux. T. 54, No. 36. 1902. — Vexatti, E., Ricerche sulla fine struttura della fibra muscolare striata. Mem. Ist. Lomb. Sc. e. Lett. 1902. — Ebner, K. v., Über die natürlichen Enden der Herzmuskelfasern. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 16, Nr. 19. 1902. — Warringsholz, Beitrag zur vergleichenden Histologie d quergestreiften Muskelfasern d. Pferdes, Rindes, Schafes und Schweines und Beobachtungen d. Nebenscheibe und Mittelscheibe beim Pferd und Schwein. Arch. f. prakt. Tierheilk. Bd. 29, Heft 3/4, S. 377. 1903. — Engelmann, Zur Physiologie des Uretors. Pflügers Archiv. Bd. 2. — Derselbe, Kontraktilität und Doppelbrechung. Pflügers A. Bd. 11. — Derselbe, Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen usw. Pflügers A. Bd. 25. — Grabower, Über Nervenendigungen im menschlichen Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 60, Heft 1, S. 1. 1902.*) — Timofejew, D. A., Über die Nervenendigungen im Bauchfell und in dem Diaphragma der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59, S. 629. 1902.*) — Benda, G., Über den feineren Bau der glatten Muskelfasern des Menschen. Verh. anat. Ges. 16. Vers. Halle a. S. Bd. 21. 1902. — Oberndorfer, S., Beiträge zur Anatomie und Pathologie der Samenblasen. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. Bd. 31, Heft 2, S. 325. 1902. — Heiderich, F., Glatte Muskelfasern im ruhenden und tätigen Zustande. Anat. Hefte, Heft 62, (Bd. 19, Heft 2), S. 449. — Durante, G., Du processus histologique de l'atrophie musculaire. Arch. méd. expér., T. 14, No. 5, p. 658. — Münch, K., Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser, der optische Ausdruck ihrer spiraligen anisotropen Durchwindung. Arch. f. mikr. Anat. 1903. — Triepel, H., Der Querschnittsquotient des Muskels und seine biologische Bedeutung. Anat. Heft 69 (Bd. 22, Heft 2). 1903. — Bardeen, Ch. R., Variations in the internal architecture of the M. obliquus abdominis externus in certain mammals. Anat Anz. Bd. 23, Nr. 10, 11. 1903.*) — Motto Coco, A. e. S. Distefano, Contributo allo studio delle terminazioni nervose nei muscoli bianchi. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.*) — Lehmann, K. B., Untersuchungen über den Hämoglobingehalt der Muskeln. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 45. 1903. — Lesbre, Éléments d'Histologie et de Technique microscopique. 1903. — Gregor, Über die Verteilung der Muskelspindeln in der embryonalen Muskulatur. Wiener klin. Wochenschr. Nr. 35. 1903.*) — Stern, H., Einige Untersuchungen über chemische Unterschiede zwischen den roten und weiſsen Muskeln des Rindes. Würzburg. Inaug.-Diss. 1904. — Rab, C. J., Untersuchungen über die Muskulatur des trächtigen Rinderuterus. Dissert. Bern. 1904. — Stöhr, Lehrbuch der Histologie des Menschen usw. 1905.

II.

Die äufsere Bedeckung (Integumentum commune), mit Einschlufs des Epithelgewebes.

Von

Prof. Dr. Stofs in München.

Die in physiologischer Hinsicht wichtigsten Teile der äufseren Bedeckung, die Oberhaut, nebst Drüsen, Haare und andere Horngebilde, bestehen aus Epithelgewebe oder Abkömmlingen desselben. Es erscheint deshalb angezeigt, eine allgemeine Betrachtung dieses Gewebes der Beschreibung der Haut vorauszuschicken.

I. Oberhautgewebe.

Epithelgewebe — Tela epithelialis.

Unter Gewebe, textura, versteht man eine gesetzmäfsige und typische Verbindung von Zellen zu einem einheitlichen Gefüge. Als primäres Gewebe des Tierkörpers tritt uns das Epithelgewebe der Blastula und Gastrula entgegen, d. h. das erste Gewebe, welches bei der individuellen Entwicklung der Tiere auftritt, ist ein echtes Epithelgewebe mit mosaikartiger Anordnung der Zellen. Alle übrigen Gewebe gehen daraus hervor und sind deshalb als sekundäre Gewebe zu bezeichnen*). Durch die Vereinigung von Zellen zu Geweben verlieren dieselben z. T. ihre ursprüngliche Selbständigkeit und treten zu ihren Nachbarzellen und zum Ganzen in Abhängigkeit. Ein Wiederselbständigwerden einzelner Gewebselemente und damit zusammenhängende atypische Zellvermehrung und Verbindung bildet die Grundlage schwerwiegender pathologischer Vorgänge.

Die ursprüngliche Aufgabe des Epithelgewebes ist, die inneren und äufseren Oberflächen des Körpers als dünne, zarte oder dickere, härtere

*) Schematische Darstellung zur Entwickelungsgeschichte einiger Gewebe v. Studnicka, Anat. Anz. Bd. 23, S. 537.



Oberhäutchen, Epithel, abzugrenzen und eine schützende Decke für die tiefer liegenden Teile zu bilden, daher die Bezeichnung: Oberhautgewebe. Charakteristisch für die Textur ist der dichte, gegenseitige Anschlufs der Zellen, die, gleich den Bausteinen durch Mörtel, nur durch eine geringe Menge von Zwischensubstanz verbunden sind*).

Von anderen typisch im Epithelgewebe vorkommenden Elementen sind für bestimmte Regionen feinste, marklose Nervenfasern, ferner Lymphocyten und pigmenthaltige Bindegewebszellen nachgewiesen, dagegen keine Gefäfse.

Die Epithelzellen, Taxiten, sind von sehr wechselnder Gestalt, da ihr meist weicher, plastischer Zelleib sich leicht den umgebenden und äufseren Druckverhältnissen anpafst**). Ihr Protoplasma ist scharf begrenzt, verschieden strukturiert und kann mancherlei Einschlüsse enthalten, Pigment, Keratohyalin, Mucin, Glykogen, Fett u. a. Der meist rundliche Kern zeigt nichts Besonderes. Er liegt in dem Teil des Zelleibes, der unter den günstigsten Ernährungsverhältnissen steht (Stöhr).

Manche Epithelzellen besitzen eine zarte Membran, Darmepithel, bei anderen wird durch eine dichtere Beschaffenheit der peripheren Protoplasmaschicht eine membranartige Bildung erzeugt, Epidermiszellen. Ausscheidungen an ihren freien Enden können eine Cuticula, Crusta erzeugen. Die Cuticulae benachbarter Zellen verschmelzen dann zu einem Cuticularsaum. Ähnliche Ausscheidungen am basalen Ende der Zellen führen zur Bildung einer Basalmembran.

Die feste Verbindung der Zellen unter sich wird oft durch Absonderung einer Kittsubstanz bewirkt; anderenorts sind die Zellen durch feine, kurze Protoplasmafortsätze, Stacheln, Riffe oder Interzellularbrücken genannt, miteinander verbunden, welche schmale interzellulare Lymphräume durchsetzen. Manche Epithelzellen sind an ihrer freien Oberfläche mit aktiv beweglichen Cilien, Flimmerhaaren besetzt.

Diese und anderweitige Verschiedenheiten des Baues sind Folgezustände funktioneller Anpassung und Differenzierung.

Schon in den einzelnen Zellen (z. B. des ektodermalen Epithels) erscheinen die Lebensfunktionen in bestimmter Richtung lokalisiert. Das basale Ende der Zelle liegt dem osmierenden Säftestrom näher; es hat für die Ernährung zu sorgen, was auch aus der normalen Lage des Kernes in diesem Bezirke hervorgeht; aufserdem obliegt ihr die Befestigung der Zelle, während das distale, der Oberfläche zugekehrte Ende der Zelle mehr die sensiblen, motorischen und sekretorischen Lebensäufserungen zur Entfaltung bringt oder besondere Schutzeinrichtungen produziert (Stäbchen der Sinneszellen, Flimmerhaare, Schleimbecher, Crusta). Diese Differenzierung in eine äufsere mehr animale, abgebende und eine innere mehr vegetative, aufnehmende Hälfte bezeichnet man als Polarität. Die ursprüngliche Polarität läfst sich auch noch an Zellen feststellen, welche, andere Organe bildend, aus dem Epithelverband der Keimblätter ausgetreten sind (Neuroblasten).

---

*) Deshalb auch die Bezeichnung: Zellengewebe, — Ellenberger, Vergl. Histol. 1887 — die besser als die Bezeichnung Oberhautgewebe und Epithelgewebe das Drüsenepithel und Endothel subsumieren läfst, anderseits aber den Nachteil zu weittragender Bedeutung besitzt.

**) Vergl. die Zellformen einer vor der Härtung gespannten und einer nicht gespannten Oberhaut, z. B. der Harnblase.



Der Fähigkeit mancher Epithelzellen, Schleim zu produzieren, der, auf die Oberfläche ergossen, als schützende, reibungsvermindernde Hülle dient, schliefst sich die Eigenschaft anderer Epithelien an, Sekrete und Exkrete zu liefern, von physiologischer Bedeutung für den Gesamtorganismus, sowie die umgekehrte Funktion: Säfte von aufsen aufzunehmen und chemisch verarbeitet in den Säftestrom weiterzugeben.

Durch das Prinzip der Arbeitsteilung, nach welchem die mannigfachen Lebensäufserungen, deren eine indifferente Epithelzelle fähig wäre, auf verschiedene Zellen und Zellgruppen verteilt werden, wird die Leistungsfähigkeit der einzelnen Funktionen auf Kosten der übrigen zur höchsten Entfaltung gebracht. Es ist klar, dafs solche Zellen, deren sensible oder sekretorische Funktionen einen hohen Entwicklungsgrad erreicht haben, von ihren Nachbarzellen, denen sie ursprünglich gleichwertig waren, geschützt und gestützt werden müssen. (Stützzellen der Schmeckbecher, Versenkung der Drüsenzellen. — Gesetz der physiologischen Integration.)

Die überwiegende Mehrzahl der Epithelzellen wirkt lediglich schützend durch die Masse ihres absterbenden — verhornenden — Zelleibes.

Eine Einteilung des gesamten Epithelgewebes kann von verschiedenen Gesichtspunkten aus stattfinden. In histogenetischer Hinsicht, also mit Rücksicht auf den entwicklungsgeschichtlichen Ursprung, teilt Haeckel das Epithel des ausgebildeten Körpers (somatisches Epithel) ein in:

1. Ektodermales Epithel: Epidermis (Oberhautzellen) nebst Epidermoidalgebilde (Huf, Klaue) und Epithel der Hautdrüsen, Epithel der Mundhöhle und des Afters, Schmelz der Zähne als Epithelialbildung. Auskleidung der Höhlen des Zentralnervensystems (Ependym), Epithel der Sinnesorgane (Netzhaut, Pigmentepithel des Auges, Linse als Epithelialbildung, akustisches Labyrinthepithel usw.).
2. Entodermales Epithel: Epithel des Darmes und der Darmdrüsen (Magendrüsen, Leber usw.).
3. Mesodermales Epithel: Leibeshöhlenepithel (parietales und viscerales Bauchfell, Brustfell, Nieren, Ovarialepithel usw.)
4. Mesenchymales Epithel*): Endothel der Blut- und Lymphgefäfse, der Schleimbeutel, Sehnenscheiden usw.

Die in vorstehenden Gruppen untergebrachten Zellhäute wurden bereits früher als echte Epithelien bezeichnet, bis Rindfleisch 1862 (Virch. Arch., Bd. 23) auf die bedeutenden genetischen, anatomischen und physiologischen Unterschiede der Epithelien der serösen Häute einerseits und der Epidermis und der Epithelien der Schleimhäute anderseits aufmerksam machte. Er bezeichnete erstere als plattgedrückte Bindegewebszellen. Eine ausführliche Behandlung dieser Verhältnisse erfolgte im Jahre 1865 durch His**). His bezeichnet hierin die zelligen Auskleidungen der serösen Höhlen und Spalträume als unechte Epithelien oder Endothelien. Dem wurde allgemein beigepflichtet, bis durch die Untersuchungen von Kowalevsky 1871, Balfour, Hertwig u. a. der epitheliale Charakter des

*) = parablastisches (His), desmales (Rauber) von Desma = Bindegewebe.
**) Die Häute und Höhlen des Körpers von W. His. Wiederabdruck eines akademischen Programmes vom Jahre 1865 im Archiv für Anatomie und Physiologie 1903.



mittleren Keimblattes festgestellt wurde. Die Bezeichnung Endothel, Epithelia spuria, würde dadurch auf Gruppe 4 vorstehender Einteilung, das mesenchymale Epithel, eingeschränkt. —

In den neueren Lehrbüchern der Histologie (Martin, Stöhr, Böhm u. Davidoff*) findet man häufig unter Zugrundelegung rein morphologischer Verhältnisse die Bezeichnungsweise, wie sie vor Rindfleisch (1862) üblich war, wieder eingeführt. — Das Endothel der Gefäfse, Schleimbeutel usw., stimmt nämlich mit dem mesoblastischen Epithel (Peritoneum, Pleura) der Form und Funktion nach überein. — Diese Vereinfachung der Systematik ist jedoch nicht zu rechtfertigen im Hinblick auf die Entwicklungsgeschichte, ferner auf die Tatsache, dafs mesoblastisches Epithel auch zylindrisch auftreten kann (Keimepithel), Drüsen bilden kann (Wolffsche Gänge, Eisäckchen), was bei Endothelien nie der Fall ist, und endlich auf die pathologische Anatomie (Endotheliome). —

Rauber ordnet dem desmalen Epithel auch die Osteo- und Odontoblasten bei. Diese Bindegewebszellen entbehren aber trotz ihrer epithelialen Anordnung den Epithelcharakter, eine freie Fläche abzugrenzen. Im Handbuch der Gewebelehre von Kölliker werden die Endothelien in der Besprechung dem Bindegewebe subsumiert. (Zelliges Bindegewebe: Retikuläres Bindegewebe, Endothelien, Pigmentzellen.)

Im nachfolgenden soll die in pädagogischer wie in praktischer Hinsicht bewährte Einteilung der 1. Auflage dieses Buches beibehalten werden.

Die aus den verschiedenen Keimblättern sich bildenden Organe epithelialen Charakters werden in folgende Gruppen geteilt:

1. Oberhäutchen oder Epithelien, häutige Bildungen, die als einschichtige Zellagen die bleibende Grundform darstellen. Eine gleichmäfsige Zellvermehrung in senkrechter Richtung führt zu den mehrschichtigen Epithelien.

2. Epidermoidalgebilde (Hufe, Hörner usw.) entstehen durch starke Zellvermehrung an bestimmten zirkumskripten Stellen des Hautepithels (Oberhaut, Epidermis) mit nachfolgender Verhornung.

3. Drüsen bilden sich durch zirkumskripte Zellwucherungen gegen das darunterliegende Bindegewebe, in welche sich nachträglich ein durchbrechendes Lumen bildet oder durch zirkumskripte Zellvermehrung in horizontaler Richtung, was zu einer von Anfang an hohlen Einstülpung in das darunterliegende Bindegewebe führt. In einzelnen Fällen schnürt sich die Einstülpung vom Mutterboden ab. Charakteristisch für alle Drüsen ist die produktive Tätigkeit der Zellen.

4. Epithelialbildungen im engeren Sinne (Linse, Schmelzsubstanz). Die gegen das Bindegewebe vordringenden Zellwucherungen schnüren sich vom Mutterboden ab und entwickeln sich nach bestimmten Richtungen.

Danach gruppieren sich die Epithelzellen in: 1. Deckepithelzellen (der Gewebe sub 1 und 2), 2. Enchymepithelzellen (der Gewebe sub 3 und 4), 3. Neuroepithelzellen. Diese, dem Deckepithel gewisser Regionen eingelagert, sind mit sensiblen Nervenfasern in Verbindung getreten und haben die Aufgabe, Reize zu konzipieren und auf die Nervenfasern zu übertragen. Ihre eigentümlichen, meist stäbchenförmigen Formen werden bei den betr. Organen eingehend besprochen.

*) In der 3. Auflage wird die Bezeichnung „Endothel“ wieder erwähnt.



I. Oberhäutchen — Epithelien.

Sie grenzen innere und äufsere Flächen des Körpers ab. — Die Gestalt ihrer Zellen ist sehr verschieden, wie aus Fig. 97 und 98 hervorgeht. Es ist üblich, drei Hauptformen zu unterscheiden*):

1. Plattenepithelzellen, 2. kubische Epithelzellen, 3. Zylinderepithelzellen.

Plattenzellen sind solche, deren senkrechter Durchmesser zur Flächenausdehnung verschwindend klein ist, die also dünne Blättchen darstellen. (Fig. 98 *A*.)

Bei den kubischen Zellen ist der senkrechte Durchmesser dem Querdurchmesser gleich oder etwas geringer (Fig. 99). Sie sind meist Prismen von verschiedener Flächenzahl und erscheinen dann auf dem Längsschnitt quadratisch.

Bei Zylinderzellen (Fig. 97 f, 98 B) ist der senkrechte Durchmesser der gröfste. Im übrigen sind sie sehr verschieden gestaltet, meist prismatisch senkrecht abgeschnitten oder mit verjüngtem proximalem oder distalem Ende oder beides, also mehr spindelförmig (Fig. 97 *cc*). Ein- oder mehrzipfelige Basalfortsätze finden sich ebenfalls häufig (Fig. 98 *C*).



Fig. 97. Formen der Epithelzellen des Duct. u. d. Gland. submaxillaris des Pferdes. *a* und *b* Becherzellen, *c c, c,,* Zellen mit Fortsätzen, *d, d,,* Halbmondzellen, *e* platte Zellen, *f* Zylinderzellen. (Ellenberger.)

Als Übergangsformen werden mehr rundliche Zellen mit oder ohne Fortsätze bezeichnet (Fig. 100).

Verbindung mit dem unterliegenden Gewebe und Lagerung der Epithelzellen. Das Epithelgewebe ist von seiner Unterlage, meist Bindegewebe, durch eine an manchen Stellen schwer nachweisbare, glashelle, strukturlose Membran, Glashaut oder Basalmembran genannt, getrennt. Die mit der Glashaut in Berührung tretenden Zellen sind besonders dort, wo ein mehrschichtiges Epithel auf der Glashaut Befestigung finden soll, durch besondere Fortsätze — Fufsplatten — Zähnchen oder Fasern ihres Basalendes ausgezeichnet. Zwischen diese greifen entsprechende Fortsätze der Glashaut ein. Nach Weidenreich lösen sich die Basalzellen der menschlichen Epidermis in feinste Fasern

*) In vielen Lehrbüchern werden nur zwei Hauptformen unterschieden, die Pflasterepithelzellen und die Zylinderepithelzellen. Zu ersteren werden nicht nur die Plattenepithelzellen gerechnet, sondern auch die kubischen, was insofern berechtigt ist, als ein Pflaster mit verschieden dicken Steinen gelegt werden kann. Anderseits können die kubischen Zellen auch als Zylinderzellen bezeichnet werden. In den Beschreibungen einzelner Organe findet man aber meist die Bezeichnung „kubisch" verwendet, weshalb sie auch im allgemeinen Teil über Epithelien Berücksichtigung verdient. Der Vergleich mit einem Pflaster ist wegen seiner Dehnbarkeit am besten fallen zu lassen.

auf, zwischen welchen Bindegewebsfibrillen der Lederhaut eingreifen, ohne aber in dieselben überzugehen. Zwischen beiden findet sich eine in verdünnten Säuren leicht lösliche Kittsubstanz.

Über die Abstammung der Glashaut vom Epithel oder vom Bindegewebe gingen bisher die Ansichten der Forscher auseinander. Stöhr

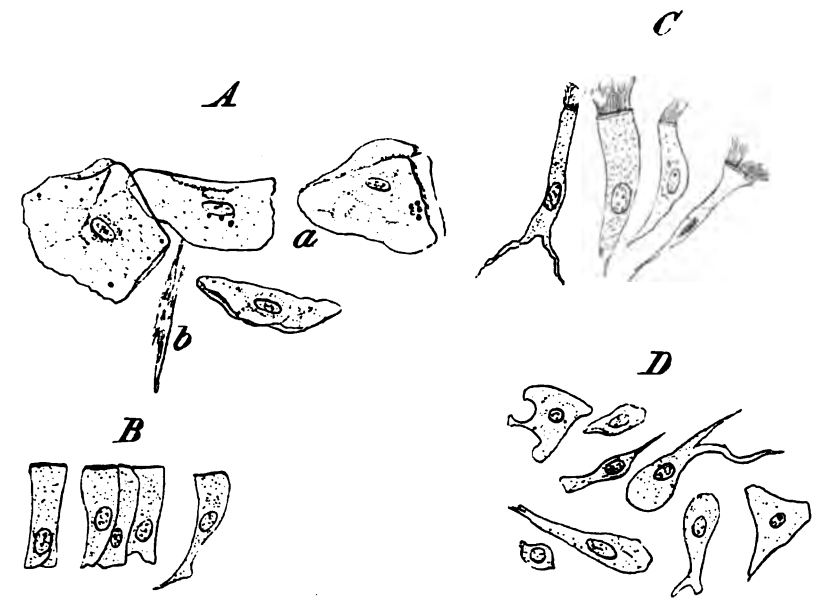


Fig. 98. *A*. Plattenepithelzellen von der Zunge eines Pferdes. *a*) von der Fläche, *b*) von der Kante gesehen. *B*. Zylinderepithelzellen aus dem Nierenbecken eines Pferdes. *C*. Zylinderflimmerepithelzellen aus der Luftröhre eines Pferdes. *D*. Gemischte Epithelzellen aus dem Lidsack eines Pferdes.



Fig. 99. Kubisches Epithel als Auskleidung von Drüsenhohlräumen (*a*), zwischen denen sich Bindegewebe (*b*) und Blutgefäfse (*c*) befinden.

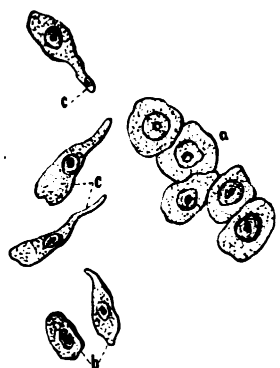


Fig. 100. Epithelzellen aus dem Harnleiter einer Kuh. *a*) Zellen der oberen, *b*) der mittleren, *c*) der unteren Lage.

hat in letzter Zeit allerdings nur bezüglich der stark entwickelten Glashaut der Haarbälge nachgewiesen, dafs sie aus zwei Schichten besteht, von welchen die eine bindegewebiger Natur ist, die andere eine Epithelausscheidung darstellt.

Überträgt man diesen Befund, über dessen Richtigkeit die Exaktheit der Stöhrschen Technik keinen Zweifel aufkommen läfst, auf die Verbindung der Epidermis mit der Lederhaut, so entsprechen die von Weidenreich beschriebenen feinen Bindegewebsfibrillen dem bindegewebigen Teil der Glashaut eines Haarbalges oder einer anderen Körperregion; die fibrilläre Struktur ist hier nicht wie anderen Orts einer homogenen Verquellung zum Opfer gefallen. Die Kittsubstanz entspricht dem epithelialen Teil der Balgglashaut.

Die Epithelzellen liegen entweder mosaikartig nebeneinander oder in mehreren Lagen übereinander. Danach unterscheidet man ungeschichtetes oder einschichtiges und geschichtetes bezw. mehrschichtiges und vielschichtiges Epithel. Die Dicke und Resistenz der Oberhäutchen ist von diesem Lagerungsverhältnisse abhängig. Bei dem einschichtigen Epithel zeigen die Zellen immer auf gröfsere Strecken gleichartige Formverhältnisse.

Bei den geschichteten Epithelien besteht die oberste Lage entweder aus hohen Zellen oder aus platten Zellen. Im ersteren Falle wird das ganze Epithel als geschichtetes Zylinderepithel, im zweiten Falle als geschichtetes Plattenepithel bezeichnet.

Bezüglich der Zellen der tieferen Lagen gilt im allgemeinen als Regel, dafs sie m. o. w. rundlich sind, wenn die oberste Zellage sich aus hohen Zellen zusammensetzt, während sie eine hohe, zylindrische oder kegelförmige Gestalt haben, wenn die obersten Zellen platt sind (Ellenberger).

Zwischen dem einschichtigen und mehrschichtigen Epithel steht das mehrzeilige, und zwischen dem geschichteten Platten- und Zylinderepithel das geschichtete gemischte Epithel.

Es ergeben sich somit folgende Epithelgruppen:

1. Einschichtige (ungeschichtete) Epithelien,
   a) Plattenepithel,
   b) Kubisches Epithel,
   c) Zylinderepithel.
2. Mehrzeiliges Zylinderepithel.
3. Geschichtetes (mehrschichtiges und vielschichtiges) Epithel,
   a) Plattenepithel,
   b) Zylinderepithel,
   c) Gemischtes Epithel.

Dieselben Form-, Lagerungs- und Verbindungsverhältnisse wie bei den Deckepithelien lassen sich auch bei den Drüsenepithelien unterscheiden.

I. Einschichtiges (ungeschichtetes) Plattenepithel.

Zu dieser Gruppe rechnen als echte Epithelien das Pigmentepithel der Netzhaut, das Epithel der Lungenbläschen, verschiedener Drüsengänge, des inneren Ohres und der inneren Trommelfellfläche, das Epithel des Brust- und Bauchfelles; als unechte Epithelien oder Endothelien die zelligen Auskleidungen des Gefäfssystemes, der Augenkammern, der Gelenkhöhlen, Sehnenscheiden usw.

Die aus einer einzigen Zellage sehr dünner, blättchenförmiger Zellen gebildeten Häutchen sind an feinen Querschnitten als zarte Grenzlinien zu erkennen (Fig. 101), in welchen die Kerne als färbbare Verdickungen hervortreten. In Flächenansicht erscheinen die Zellen nach vorher-

gegangener Behandlung mit 0,1—1 % Silbernitratlösung durch die schwarz gefärbten Kittleisten als scharfbegrenzte polygonale Felder. Die Kittleisten verlaufen geradlinig oder m. o. w. stark gezackt.

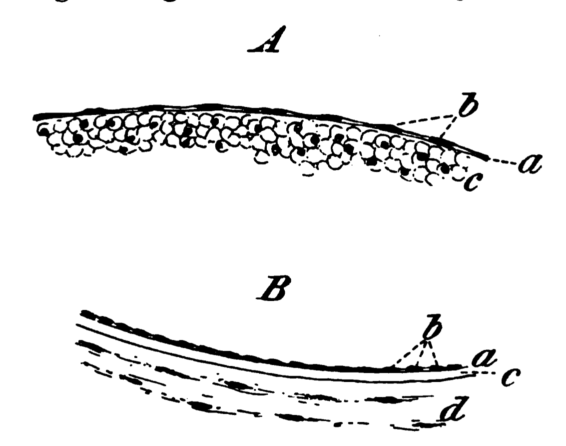


Fig. 101. Plattenepithel auf dem Querschnitt. *A*. Hüftdarm der Katze; *a*) Bauchfellüberzug, *b*) Kerne der Plattenepithelzellen, *c*) glatte Muskulatur (quer geschnitten). *B*. Cornea der Katze; *a*) deren endotheliale Abgrenzung gegen die vordere Augenkammer, *b*) Kerne der Endothelzellen, *c*) Glashaut, *d*) bindegewebiges Cornealgewebe.

A. Das Epithel der serösen Häute und die Endothelien zeigen in morphologischer Beziehung die gröfste Übereinstimmung. Die Gestalt der Zellen ist polygonal (Fig. 102 *B*) oder mehr spindelförmig, je nach den Formenverhältnissen der Höhlen und Kanäle, die sie auskleiden.

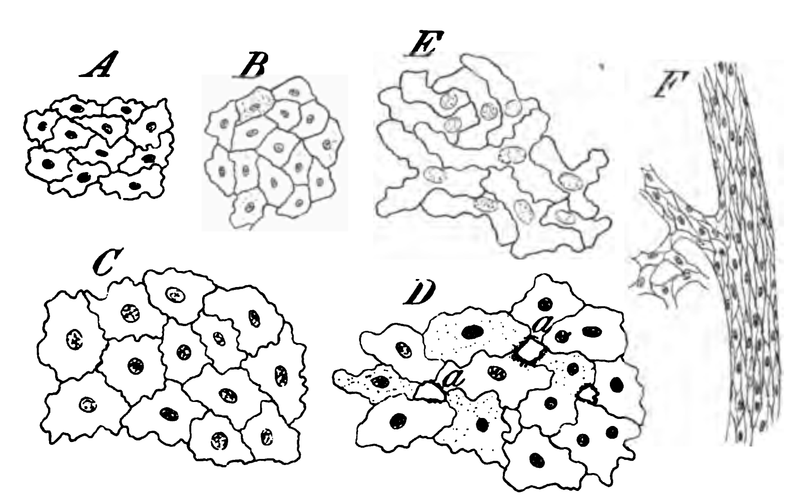


Fig. 102. Einschichtiges Plattenepithel. *A*. Von der Valvula tricuspidalis eines Hundes. *B*. Parietales Epicard vom Meerschweinchen. *C*. Mesenterium eines zehnjährigen Pferdes. *D*. Netz vom Kaninchen. *E*. Mesenterium vom Frosch. *F*. Arterie in Kapillaren übergehend aus der Froschlunge. (Vergr. von *A* bis *D* 1:300, von *E* und *F* 1:120. Die die Zellen verbindenden Kittleisten sind durch Silberniederschläge geschwärzt.)

In den Gefäfsen werden sie um so länger und schmäler, je enger die Gefäfse werden. Um feine Bindegewebszüge des Netzes erscheinen sie hohlziegelartig gekrümmt oder sogar zu Röhren zusammengebogen.

Form der Zellen und Breite der Kittleisten sind auch von den jeweiligen Zugverhältnissen abhängig.

Der Zelleib ist hell, ganz durchsichtig, homogen oder nur schwach granuliert, durchgängig für Serum, ohne sekretorische Funktionen, sehr irritabel.

Eine zarte Basalmembran, welcher die Zellen direkt aufliegen, wurde von Bizzozero und Ranvier am Bauchfell einzelner Tiere nachgewiesen. In einzelnen Fällen (Peritoneum des Hundes) läfst sich nach Stöhr am Zelleib eine oberflächliche, mit feinsten Härchen besetzte Cuticula unterscheiden, die von den Kittleisten scharf umgrenzt wird, und eine tiefere, durch Ausläufer mit den Nachbarzellen zusammenhängende Protoplasmaschicht, die den Kern beherbergt.

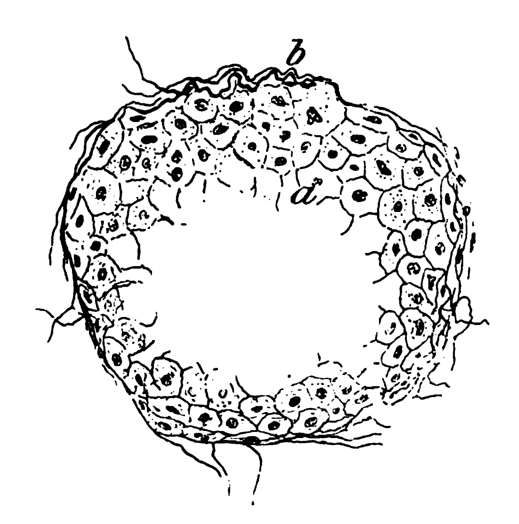


Fig. 103. Plattenepithel einer Alveole einer Rindslunge (Gefrierschnitt, Orcein, Haemalaun). *a)* Epithelzellen, *b)* elastische Fasern. Vergr. 1 : 500.

Die Kerne sind rundlich oder oval, abgeplattet, meist zentralständig, selten in einem Winkel liegend. Den Kernen anliegende Zentrosomen werden von Sommer beschrieben. In manchen Zellen finden sich keine Kerne mehr, in anderen sind zahlreiche Kerne enthalten. (Riesenzellen im Bauchfell der Katze, des Kaninchens)*).

Die Kittleisten, welche mehr gerade oder gezähnelt oder buchtig verlaufen, bestehen aus einer zähweichen Masse, welche den Durchtritt von flüssigen und selbst geformten Stoffen (Leukocyten), sowie Verschiebungen der Zellen ermöglicht. Gröfsere Lücken zwischen den Zellen, die mit Kittsubstanz ausgefüllt sind oder wirkliche Öffnungen darstellen, hin und wieder mit Leukocyten verstopft, werden als Stomata oder Stigmata bezeichnet. Sie stellen Öffnungen für den Abflufs der Lymphe dar.

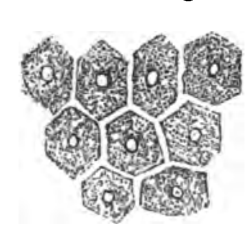


Fig. 104. Pigmentepithel. (Ellenberger.)

B. Die Plattenepithelzellen anderer Organe zeigen einen protoplasmareicheren, granulierten Zelleib, dessen Dickendurchmesser sich dem der kubischen Zellen nähern kann, so dafs eine scharfe Grenze beider Zellformen nicht zu sehen ist. Das Epithel liegt stets einer Basalmembran (Glashaut) auf.

Das einschichtige Plattenepithel der Lungenalveolen (Fig. 103) kann durch Kernschwund und Konfluenz der Zelleiber ausgedehnte homogene Häutchen bilden. Das Pigmentepithel des Auges (Fig. 104) wird durch regelmäfsige sechseckige Zellen dargestellt, welche braune bis schwarze Pigmentstäbchen einschliefsen. Kittsubstanz

---

*) Diesen von Tonkoff festgestellten, von Sommer angezweifelten Befund hatte ich an Kurspräparaten häufig Gelegenheit zu beobachten.

und Kern sind pigmentfrei und erscheinen deshalb hell. Gegen die Sinnesepithelien der Netzhaut hin besitzen sie feine Fortsätze*).

II. Einschichtiges kubisches Epithel.

Dasselbe besteht aus vier- oder mehrseitigen, kurzen, prismatischen Zellen mit meist geradlinig verlaufenden Konturen. In Flächenansicht gleicht es einem kleinzelligen Plattenepithel, auf Querschnitten erscheinen die Zellen aber nicht linienförmig, sondern m. o. w. quadratisch (Fig. 99). Die Kerne sind meist zentralständig. Das Protoplasma ist je nach der Funktion der Zelle sehr verschieden strukturiert. Das einschichtige kubische Epithel ist im Körper sehr verbreitet. Es findet sich im Auge als Epithel der Linsenkapsel, im Mittelohr, hier sowie als Epithel der

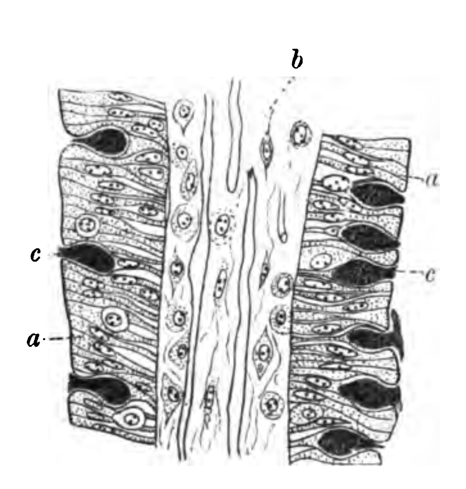


Fig. 105. Einschichtiges Zylinderepithel auf einer Darmzotte.
a) Zylinderzellen, *c*) Becherzellen, deren schleimiger Inhalt schwarz gefärbt erscheint. *b*) Bindegewebsstroma der Zotte. (Sufsdorf.)

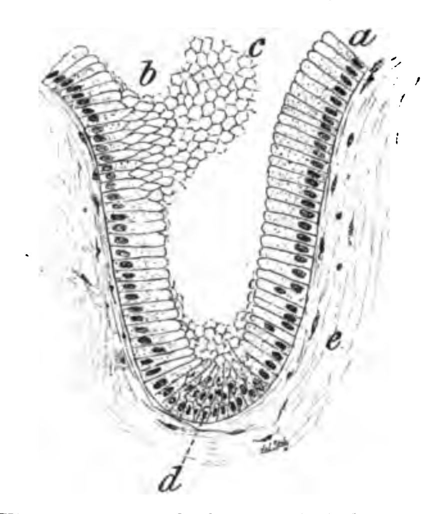


Fig. 106. Einschichtiges Zylinderepithel. Senkrechter Schnitt durch ein Magengrübchen des Hundes.
a) in ihrer Längsachse getroffene Zylinderzellen, *b*) schräg, *c*) quer durch das distale Ende geschnittene Zellen, *d*) Schrägschnitte durch das proximale Ende der Zellen, mehrere Kernreihen vortäuschend, *e*) Propria (Bindegewebe).

Adergeflechte des Gehirnes und im Isthmus des Eileiters mit Flimmerhaaren; ferner in den meisten Drüsen und Ausführungsgängen, so in den kleinen und kleinsten Bronchien der Lunge, in einzelnen Abschnitten der Harnkanälchen und Sammelröhren, in den Ausführungsgängen der Speichel- und Schleimdrüsen, der Leber, des Pankreas usw. An manchen Stellen, so in den Schweifsdrüsen, trägt es einen deutlichen Cuticularsaum.

III. Einschichtiges Zylinderepithel.

Dasselbe setzt sich aus höheren prismatischen oder mehr pyramidenförmigen Zellen zusammen, die in einfacher Lage nebeneinander liegen

*) Näheres über den Bau ist bei den einzelnen Organen nachzulesen. Hier handelt es sich nur darum, ein Bild der morphologischen Mannigfaltigkeit der Epithelzellen zu entwerfen.



(Fig. 98 *B*, 105, 106). An Querschnitten kann über die Art des Epithels kein Zweifel bestehen, dagegen zeigen Flächenbilder ein aus meist sechseckigen Polygonen zusammengesetztes Mosaik, das ebensowohl ein kubisches oder Plattenepithel sein könnte. Eine sehr häufige Erscheinung sind kernlose Quer- und Schrägschnittbilder neben wohlgelungenen Längsschnitten der Epithelzellen. Es ist dies zurückzuführen auf die Höhe der Zellen und auf Unebenheiten — Grübchen, Falten — der geschnittenen Schleimhaut. (Fig. 106.)

Cuticula. Das distale Ende des Zelleibes trägt meist einen deutlich doppelt konturierten Cuticularsaum mit einer feinen Strichelung parallel zur Längsachse der Zelle (Fig. 107). Diese ist auf zahlreiche feine parallel verlaufende Stäbchen zurückzuführen, die durch eine Kittsubstanz verbunden sind. Das Sichtbarwerden der Stäbchen an frischen Präparaten wird durch Lichtbrechungsdifferenz zwischen Stäbchen und Kittsubstanz bedingt. Häufig läfst sich die Strichelung noch bis in die Mitte des Zelleibes hinein verfolgen. Die proximale Hälfte, in welcher der Kern liegt, erscheint granuliert. Der Bürstenbesatz der Nierenepithelien besteht in einer solchen Strichelung der oberen Zellhälfte. An anderen Zellen erscheint die basale Hälfte des Zelleibes gestrichelt (Fig. 108).

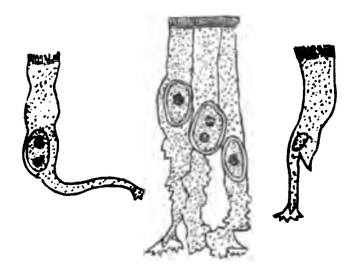


Fig. 107. Zylinderzellen mit Saum. (Ellenberger.)



Fig. 108. Stäbchenzellen. (Ellenberger-Günther.)

Cilien oder Flimmerhaare sind feine Fortsätze, die sich an den freien Endflächen der Zellen solcher Epithelien vorfinden, welche Höhlen oder Kanäle auskleiden, wo Flüssigkeiten oder sehr kleine und leichte Körper fortbewegt werden müssen (z. B. Schleim, Staubteilchen im Respirationstraktus). (Fig. 98 *C*.)

Sie stellen feine 3—5 μ lange, glatte, vollständig homogen erscheinende, elastische, stark lichtbrechende Gebilde dar, welche in einer Anzahl von 20 bis über 200 dem Zellsaum in senkrechter Richtung aufgesetzt sind. Den meisten Farbstoffen gegenüber verhalten sie sich passiv. Ihr unteres Ende steht mit rundlichen, ovalen oder hantelförmigen Körperchen in Verbindung, welche entweder im Cuticularsaum liegen oder sich etwas über diesen vorwölben: Basalkörperchen. Die vorerwähnte Strichelung des Cuticularsaumes steht nach Gurwitsch mit dem Flimmerapparat nicht im Zusammenhang. (Dasselbe gilt für die Wurzelconus, welche Engelmann bei wirbellosen Tieren nachwies.)

Die Cilien sind während des Lebens der Zelle in ständiger Bewegung, indem sie sich rhythmisch in kurzen Intervallen — Bruchteil einer Sekunde — nach Art eines am Ende fixierten elastischen Stabes umbiegen und wieder zurückschnellen. Hierdurch wird eine fortschreitende Wellenbewegung

auf der Epitheloberfläche erzeugt, welche mit dem Bild eines durch Wind bewegten Getreidefeldes verglichen werden kann. Ursache und Ausgangspunkt dieser Bewegung sind nicht aufgeklärt. Die Basalkörper sind nach den Untersuchungen Gurwitschs nicht als „kinetische Zentren“ der Flimmerbewegung zu erachten, viel eher als Reservematerial für die sich abnützenden Cilien. Die Unabhängigkeit der Bewegung vom Zellprotoplasma und vom Zellkern ist experimentell nachgewiesen. Nach Gurwitsch scheinen Protoplasmaströmungen um einen hypothetisch anzunehmenden Achsenstab der Cilie deren Bewegungsursache zu sein. Über die Entwicklung des Flimmerapparates konnte Gurwitsch an wirbellosen Tieren feststellen, dafs sich zunächst an der Zelloberfläche ein Cuticularsaum bildet von wabiger Beschaffenheit. Die Knotenpunkte der Waben lassen, indem sie sich in Basalkörper umbilden, die Cilien hervorsprossen.

Pseudopodien sind Protoplasmafortsätze, die an der freien Oberfläche der Zylinderzellen des Darmes hervortreten und wieder verschwinden (Fig. 109). Sie werden mit der Resorption der Nahrungsstoffe in Verbindung gebracht. Bei niederen Tieren von Metschnikoff, Sommer u. a. beschrieben, wurden sie in neuerer Zeit durch Zimmermann auch beim Menschen und den höheren Tieren festgestellt. Die Länge der Pseudopodien entspricht annähernd der der Flimmerhaare. Sie sind fein granuliert und bis an das Ende gleich dick. Die einzelnen Fäden sind häufig verbogen oder bilden Schlingen. Sie lassen sich zwischen den heller gefärbten Stäbchen des Stäbchensaumes hindurch bis zum Zellprotoplasma verfolgen, in das sie direkt übergehen. Dicht unter der Cuticula liegt das Zentralkörperchen in Gestalt eines Diplosomas. Diese Lage des Zentralkörperchens bringt Zimmermann mit dessen Funktion als motorisches Zentrum für die Bewegung der Pseudopodien in Zusammenhang.

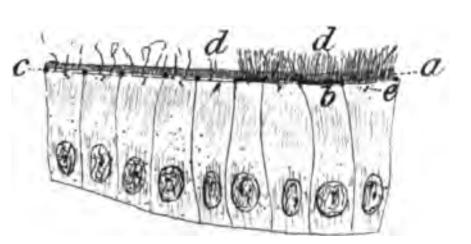


Fig. 109. Zylinderepithelzellen aus dem Dickdarm des Menschen nach K. W. Zimmermann.
a) Stäbchensaum, *b*) Schlufsleisten in Längsansicht, *c*) auf dem Querschnitt, *d*) Pseudopodien, fadenförmige Fortsätze, welche die Cuticula durchdringen, *e*) Diplosomen.

Schlufsleisten (Fig. 109 *b* und *c*) stellen eine besondere Einrichtung des Zylinder- und kubischen Epithels dar, durch welche die mit flüssiger Lymphe gefüllten Interzellularräume gegen die Oberfläche hin abgeschlossen werden. Sie bestehen aus schmalen Streifen einer besonderen Kittsubstanz, die die distalen Enden der Zellen umrahmt. Sie finden sich nach Zimmermann regelmäfsig an der Grenze zwischen Zelleib und Cuticula und begrenzen auch die event. vorhandenen interzellulären Sekretgänge. Nach Cohn sind diese durch Eisenhämatoxylin darstellbaren Schlufsleistennetze mit den durch Silbernitrat darstellbaren Kittleisten der Endothelien (Fig. 102) nicht identisch.

Der ovale Kern der Zellen liegt meist im basalen Teil der Zelle und steht senkrecht zur Basalmembran. Die in Teilung begriffenen Kerne nehmen die Mitte der Zelle ein, was Zimmermann dadurch erklärt, dafs der Kern und das im Ruhezustand unter der Cuticula gelegene Centro-

soma (Fig. 109 *e*) sich bei beginnender Kernteilung in der Mitte der Zelle treffen.

Da bei den meisten Färbemethoden nur der Kern hervortritt, die Zellgrenzen nur an ganz dünnen Schnitten zu sehen sind, so ist Form und Stellung des Kernes von Bedeutung für die Erkennung der Epithelart.

Die Zylinderzellen des Darmes, der Respirationswege und anderer Organe können in ihrem Zelleibe Schleim produzieren. Sie gehen dann in die sog. Becherzellen über (Fig. 105 und 110), deren man zahlreiche den nicht produktiven Epithelzellen beigemischt findet. Ihre distale Hälfte ist hell und blasig aufgetrieben, bei Anwendung schleimfärbender Farbstoffe intensiv färbbar. Hierbei ist auch ersichtlich, wie sich aus einer kleinen Öffnung (Stoma) der Schleim in Zügen auf die Oberfläche des Epithels ergiefst. Das basale Ende, Fufs des Bechers, ist verschmälert, fein granuliert und enthält den Kern.

Nach Bizzozero soll die Kernteilung innerhalb der Schleimanhäufung

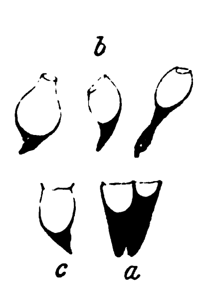


Fig. 110. Becherzellen.
a) Zellen, die nur gegen das freie Ende schleimhaltig sind; *b*) und *c*) echte, mit Schleim gefüllte Becherzellen. (Ellenberger-Günther.)

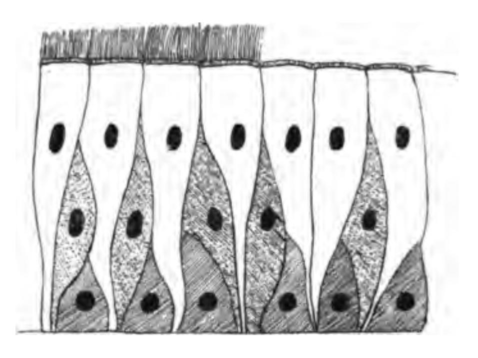


Fig. 111. Schema eines mehrzeiligen Zylinderepithels mit und ohne Flimmersaum. (Nach Stöhr.)

stattfinden. Zimmermann fand das Centrosoma stets in der Schleimanhäufung und schliefst daraus, dafs letztere von einem feinen Protoplasmanetz durchzogen sein müsse. Auch Flimmerepithelzellen können zu Becherzellen werden, wobei sie ihren Flimmerapparat verlieren, um ihn nach beendeter Sekretion wieder zu bekommen (Zellen des Nebenhodens, Jeleniewski).

Das einschichtige Zylinderepithel findet sich im ganzen Darmkanal vom Magen bis zum After, in verschiedenen Drüsen und Ausführungsgängen, z. B. in den Schleimdrüsen der Mundhöhle, in den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen, in den Gallengängen usw. Einschichtiges Zylinderepithel mit Flimmerbesatz, Zylinderflimmerepithel genannt, findet sich im Zentralkanal des Rückenmarkes, im Nebenhoden, in der Ampulle des Eileiters, im Uterus.

IV. Mehrzeiliges Zylinderepithel.

Die Kerne liegen hier in mehreren Reihen oder Zeilen übereinander. Sämtliche Zellen stehen mit der Basalmembran in Verbindung, dagegen erreichen nur die zur obersten Kernreihe gehörigen Zellen die Oberfläche.



Diese sind zylindrisch oder prismatisch mit verjüngtem Basalende, während die übrigen mehr spindelförmig oder kegelförmig sind. Letztere werden als Ersatzzellen bezeichnet (Fig. 111). Nach Zugrundegehen oberflächlicher Zellen treten sie an deren Stelle.

Das mehrzeilige Epithel findet sich als mehrzeiliges Zylinderflimmerepithel im Nebenhoden, in der Nasenhöhle, in der Trachea und in den gröfseren Bronchien.

V. Geschichtetes, mehrschichtiges Plattenepithel *).

Das mehrschichtige oder geschichtete Plattenepithel zeigt nur oberflächlich plättchenförmige Zellen (Fig. 112 und Fig. 98 *A*), die tieferen

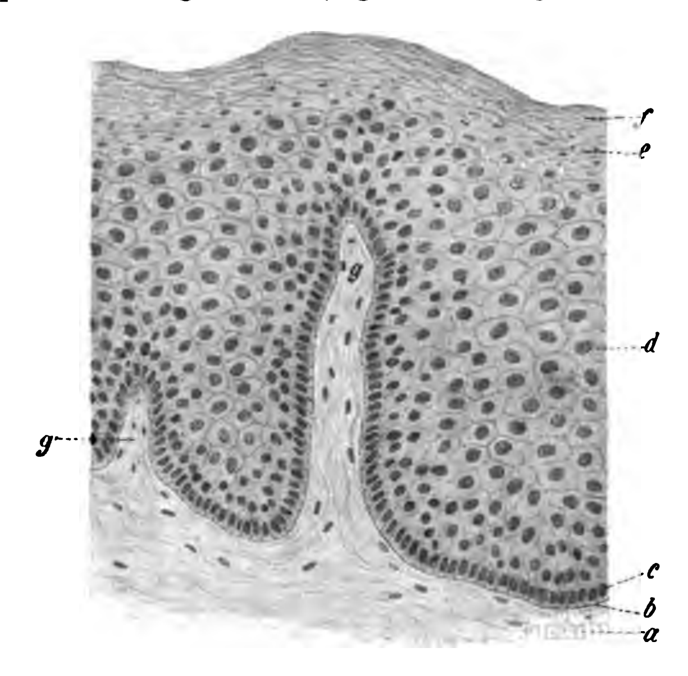


Fig. 112. Vielschichtiges Plattenepithel.
a) Propria der Schleimhaut, *b*) Basalmembran, *c*) tiefste Zellage (Keimschicht), *d*) Riffzellen (mittlere Zellagen), *e*) und *f*) oberste Zellagen, *g*) eine Schleimhautpapille, *g'*) abgeschnittene Papille. (Ellenberger-Günther.)

Zellen sind polyedrisch oder mehr abgerundet, die dem Bindegewebe resp. der Glashaut aufsitzenden Zellen — Stratum basale, cylindricum — sind prismatisch oder kubisch.

Die Zahl der übereinander geschichteten Zellen variiert sehr, von 3—50 und mehr; davon ist die Dicke der Oberhäutchen abhängig, die mehrere Millimeter erreichen kann und dann als zusammenhängende Membran von der Unterlage abhebbar ist. (Blasenbildung auf der Haut,

*) Das geschichtete Plattenepithel hat man wohl eingeteilt in mehrschichtiges und vielschichtiges Epithel, indem man unter ersterem ein geschichtetes Epithel mit wenigen, drei bis vier Zellagen verstand, aufserdem spricht man von einem zweischichtigen Epithel, wovon nur zwei Zellschichten zugegen sind und die Zellen der obersten Lage die Basalmembran bezw. die Unterlage nicht erreichen.

in der Mundhöhle bei verschiedenen Erkrankungen, Epithelablösungen von der Pansenschleimhaut bald nach dem Tode.)

Vorkommen. Das geschichtete Plattenepithel findet sich auf der Haut — cutis — und ihren Einsenkungen, z. B.: äufsere Wurzelscheide der Haarbälge, auf der Cornea und auf vielen Schleimhäuten — kutane Schleimhäute —, so in der Mundhöhle, im Schlund, in den Vormägen, am After, in einem Teil der Nasenhöhle, im Vestibulum und in der Vagina.

Bau. Charakteristisch für dieses Epithel ist die Unebenheit der bindegewebigen Unterlage, die spitz- oder stumpfkegelförmige Erhebungen, Papillen genannt, in das Epithel hineinschickt. Häufig zeigen die Bindegewebspapillen noch sekundäre Erhebungen — zusammengesetzte Papillen —. Hierdurch wird das geschichtete Plattenepithel, das sich an Körperstellen vorfindet, die stärkeren mechanischen Einwirkungen ausgesetzt sind, inniger auf der Unterlage befestigt. Ferner wird die Ernährung des stets gefäfslosen Epithels durch die gefäfshaltigen Papillen begünstigt, indem die transsudierende Oberfläche bedeutend vergröfsert wird. Die Täler zwischen den Papillen werden entweder durch das Epithel vollständig

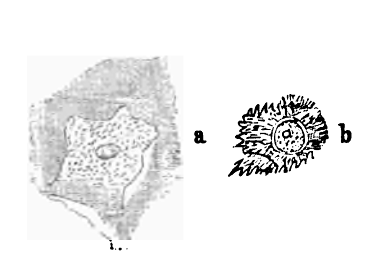


Fig. 113. *a*) Eine besonders an den Rändern abgeplattete, mit Druckleisten versehene Zelle, die nur noch zentral protoplasmatisch ist; *b*) eine Riffzelle.

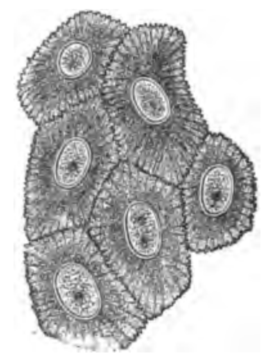


Fig. 114. Riffzellen.



Fig. 115. Oberhautzellen von Erwachsenen.

ausgeglichen und dieses schliefst mit einer glatten Oberfläche ab (Zahnfleisch, ventrale Zungenfläche), oder es erhebt sich das Epithel über den Papillen zu ähnlichen Hügeln, die dann oberflächlich mit freiem Auge wahrnehmbar sind (Zungenpapillen, Sohlenballen des Hundes). Die zwischen den Papillen befindlichen Epithelzellen werden als interpapillär, die über den Papillen gelegenen als suprapapillär bezeichnet. Beide unterscheiden sich durch ihr Lagerungsverhältnis zur Oberfläche der Haut resp. Schleimhaut.

Die einzelnen Lagen und Zellformen anlangend, findet sich auf einer nicht immer leicht nachweisbaren Basalmembran eine Schicht zylindrischer, keulenförmiger oder kubischer Zellen — Stratum basale, cylindricum, germinativum. Dieselben sind weich, vollsaftig, membranlos. Ihr Protoplasma ist feinkörnig oder läfst eine fibrilläre Struktur erkennen. Es kann feinkörniges Pigment einschliefsen (Haut, einzelne Schleimhautstellen). Die Längsachse der Zellen zwischen und über den Papillen steht senkrecht zur Basalmembran, jener an den Seitenflächen der Papillen in einem spitzen Winkel. Ebenso verhalten sich die ovalen Kerne. Da

die Zellen dieser Schicht unter den günstigsten Ernährungsverhältnissen stehen, treten bei ihnen häufig Zellteilungen auf, die den Ersatz der oberflächlich zugrunde gehenden Zellen ermöglichen.

Die Zellen der nächsten Schicht sind schon viel unregelmäſsiger gestaltet, da ihr weicher Zelleib nach keiner Seite eine gleichbleibende Abgrenzung erfährt, sondern sich den jeweiligen Raum- und Druckverhältnissen anpaſst. Sie sind rundlich, kegelförmig, keulenförmig und stehen zum Teil noch durch Protoplasmafortsätze mit der Basalmembran in Verbindung. Ihre Kerne sind rundlich, von Pigmentkörnern umgeben, wenn die basale Schicht pigmentiert ist.

In den mittleren Schichten sind die Zellen trockner, niederer, polyedrisch; ihre Flächen zeigen Druckleisten. Ränder und Flächen lassen feine Zacken erkennen, womit sich die Zellen berühren (Riff- oder Stachelzellen, Stratum spinosum). Die dadurch geschaffenen interzellulären Lymphräume bilden für die Ernährung der Zellen einen Ausgleich des Gefäſsmangels. Die Kerne werden wieder oval, sind aber nun horizontal gelagert. Sie verkleinern sich gegen die Oberfläche zu und lassen statt der Kernstruktur nur eine gleichmäſsige, intensiv färbbare Substanz erkennen. Diese Kerndegeneration ist auf Rechnung der abnehmenden Intensität der Ernährung gegen die Oberfläche des Epithels zu setzen.



Fig. 116. Verhornte Schüppchen und Zellen.



Fig. 117. Zellen aus der Hornklaue des Rindes. (Lungwitz.)

Die Zellen der oberflächlichen Schicht sind blättchenförmig, von der Seite gesehen schmal mit fast stäbchenförmigem Kern, von der Fläche polygonal. Die Stacheln sind verschwunden oder haben sich in feine Zähnchen umgewandelt, die nun ineinandergreifen und dadurch die interzellulären Lymphräume oberflächlich abschlieſsen. Einzeln oder zu feinen Schüppchen vereinigt, lösen sie sich schlieſslich von der Epitheloberfläche los und werden durch den Nachschub aus der Tiefe ersetzt.

Andere Epithelien, die stärkeren äuſseren Einflüssen ausgesetzt sind

(Epidermis, Maul- und Schlundschleimhaut der Pflanzenfresser), zeigen eine weitere Umwandlung ihrer oberflächlichen Zellagen, wodurch dieselben chemischen und mechanischen Einwirkungen gegenüber widerstandsfähiger werden. Die im Zelleib besonders gegen die Peripherie hin reichlich vorhandenen Protoplasmafasern wandeln sich (hauptsächlich durch Erhöhung des Schwefelgehaltes) in Horn, Keratin um, während die Interfilarmasse stark färbbare Körner und Tropfen bildet, die sich in der Umgebung des schwindenden Kernes ansammeln (Keratohyalin, Stratum granulosum); schliefslich lösen sich diese in eine unfärbbare, stark lichtbrechende Masse (Eleïdin) auf, die die ganze Zelle gleichmäfsig durchtränkt (Stratum lucidum) und durch Eintrocknung (Pareleïdin) die Hornfasern verkittet. Mit diesem Vorgang geht vollständiger Kernschwund Hand in Hand. Er spielt sich in scharfbegrenzten Zellschichten ab, die als Stratum granulosum, Stratum lucidum und Stratum corneum unterschieden werden. Die ausgebildeten Hornzellen stellen glänzende Schüppchen dar, die zu feinen Lamellen verklebt sind.

Verhornte Epithelzellen der Epidermis in inniger Verfügung stellen die als Schutzorgane und Waffen funktionierenden Epidermoidalgebilde der Körperoberfläche dar (Haare, Federn, Krallen, Klauen, Hufe, Kastanien, Hörner). Das feste Gefüge dieser Gebilde steht in ursächlichem Zusammenhang mit den Unebenheiten (Papillen) ihrer bindegewebigen Grundlage und der dadurch bedingten Ernährungsverhältnisse der Zellen sowie ihrer gegenseitigen Lageverhältnisse (Inter- und suprapapilläre Epithelien).

Nach Einwirkung verdünnter Alkalien können die Hornzellen der Oberhaut isoliert werden und erscheinen nun als Bläschen, an denen sich eine deutliche Membran und ein flüssiger Inhalt unterscheiden läfst. Die Membran der in den tieferen Schichten membranlosen Zellen ist auf die Verklebung der verhornten Protoplasmafasern zurückzuführen. Durch Einwirkung von Verdauungsflüssigkeit (künstliche Verdauung), der nur das Keratin Widerstand leistet, treten diese Hornfasern deutlicher hervor. Durch die Gramsche Färbung können sie noch schärfer hervorgehoben werden. Durch Macerierung der Hornzellen in Kochsalzlösung (0,5 %), Chromsäure (0,05 %) oder chromsaurem Kali (1 %) treten neben zahlreichen Granula Körner und Stäbchen im Innern hervor, die als Kernrudimente gedeutet wurden.

Die Hornzellen werden allgemein als abgestorbene Zellen erachtet. Weidenreich hebt dies in der Einleitung seiner Arbeit „Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut“ ausdrücklich hervor. Wären die Hornzellen lebende Zellen, so müfste ein Absterben — Nekrose — an ihnen beobachtet werden können, was nicht der Fall ist. Es sei hier nicht unerwähnt, dafs nach Merk (Über den Bau der menschlichen Hornzelle, 1890) die menschliche Epidermis durch alle Schichten hindurch bis zur allerletzten Hornzelle als lebend zu betrachten wäre. Die Hornzellen gingen bei verschiedenen Einwirkungen aktive Veränderungen ein und liefsen dabei den Kern deutlich nachweisen.

VI. Geschichtetes, Mehrschichtiges Zylinderepithel.

Die Zellen der obersten Lage sind länglich, besitzen eine freie Fläche mit oder ohne Flimmerhaare mit Cuticularsaum, Schlufsleisten wie das einschichtige Zylinderepithel. Nach abwärts sind die Zellen zugespitzt und lassen dadurch den spindel- oder keulenförmigen Zellen der nächstfolgenden Lage zwischen sich Raum. Die tieferen Schichten bestehen aus mehr rundlichen, polyedrischen oder kubischen Zellen mit unregelmäfsigen Protoplasmafortsätzen. Dasselbe gilt für das der Glashaut aufsitzende Stratum basale. (Fig. 118 und 119.)

Ein mehrschichtiges Zylinderepithel findet sich nur in einzelnen Drüsenausführungsgängen. Das bisher so bezeichnete Epithel des Lid-

sackes und der männlichen Harnorgane wird nun als „Gemischtes oder Übergangs- Epithel“ bezeichnet.

Ein mehrschichtiges Zylinderflimmerepithel findet sich im Kehlkopf und im oberen Abschnitt des Schlundkopfes. Es ist aber fraglich, ob



Fig. 118. Geschichtetes Zylinderepithel. (Ellenberger.)

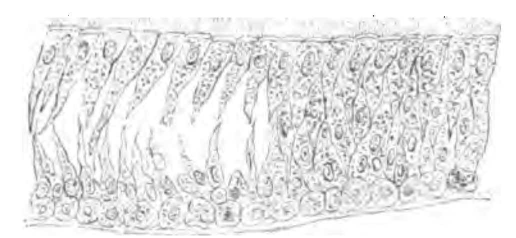


Fig. 119. Mehrschichtiges Flimmerepithel.

dasselbe nicht dem mehrzeiligen Zylinderflimmerepithel beizurechnen ist, wie ein solches die Trachea, die Bronchien und z. T. die Nasenhöhle auskleidet. Lassen sich Protoplasmafortsätze nachweisen, die von der oberflächlichen Zellage bis zur Glashaut reichen, so ist dies der Fall.

VII. Gemischtes Epithel.

Nach Löwenthal erscheint es angemessen, eine besondere Art vom Epithel, das gemischte Epithel, besonders zu unterscheiden, das sowohl vom geschichteten Plattenepithel als vom geschichteten Zylinderepithel durch gewisse Merkmale abweicht*). Die basalen Zellen sind kubisch oder rundlich, die höheren und oberflächlichen Zellen können alle erdenklichen Formen aufweisen (Fig. 98 *D.*). Häufig finden sich zahlreiche Protoplasmafortsätze an den Zellen. Becherzellen kommen nicht nur oberflächlich, sondern auch im Innern des Epithels vor. Sie sind dann nahezu kuglig und ergiefsen ihr Sekret durch einen interzellulären Gang auf die Oberfläche.

Interzellularbrücken sind deutlich vorhanden.

Auf den Schleimhautfalten zeigt das gemischte Epithel mehr den Charakter des geschichteten Plattenepithels, in den Vertiefungen den des geschichteten Zylinderepithels. Es findet sich im Lidsack und an verschiedenen Stellen des Harngeschlechtsapparates.

II. Drüsenepithel und drüsige Organe im allgemeinen.

Wie bereits oben erwähnt, besitzen viele Epithelzellen die Fähigkeit Stoffe zu bilden und auszuscheiden. Diese werden als Drüsenzellen bezeichnet und sofern sie vereinzelt unter nicht produktiven Zellen sich vorfinden, als einzellige Drüsen (Becherzellen des Zylinderepithels, Fig. 105 und 110). Es ist wohl anzunehmen, dafs alle Zylinderzellen des Darmkanales, Zylinderflimmerzellen des Respirationsapparates, des Nebenhodens usw. zeitweilig als einzelne Drüsen funktionieren können.

---

*) C. Krause gebraucht bereits in seinem Handbuch der menschlichen Anatomie 1842 die Bezeichnung „gemischtes Epithel“. Der Name „Übergangsepithel“ ist für die in Frage stehende Epithelart deshalb nicht geeignet, weil mit demselben auch die Grenzzonen zweier aneinanderstofsender Epithelarten bezeichnet werden.

Die Gesamtmenge des von einzelligen Drüsen gelieferten Sekretes ist eine verhältnismäfsig geringe. Um gröfsere Sekretmengen zu liefern, sind zahlreiche Drüsenzellen nötig. Um solchen nebeneinander Raum zu gewähren, mufs die Epithelfläche gefaltet sein. — (Drüsenähnliche Fältelungen der Schleimhaut des Nierenbeckens des Pferdes, des Lidsackes.)

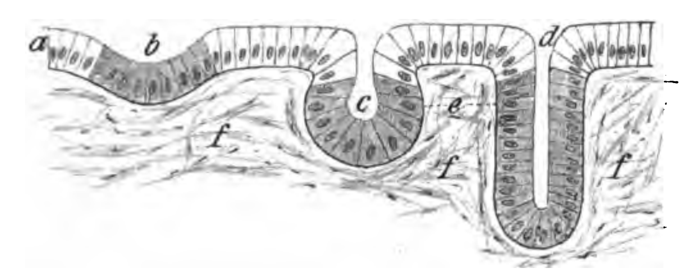


Fig. 120. Schematische Darstellung der Drüsenbildung. Die sezernierenden Zellen sind schattiert.
a) Deckepithel, *b*) beginnende Drüseneinsenkung, *c*) alveoläre Drüse, *d*) tubulöse Drüse, *e*) Membrana propria, *f*) Bindegewebe.

In viel höherem Grade wird dieses Ziel erreicht und zugleich den sezernierenden Zellen der nötige Schutz gewährt durch zirkumskripte Einsenkung des sezernierenden Epithels in das darunter liegende Bindegewebe, wie aus Schema (Fig. 120) hervorgeht. Dieser Vorgang tritt in seinen einzelnen Entwicklungsstufen an embryonalen Schleimhäuten klar

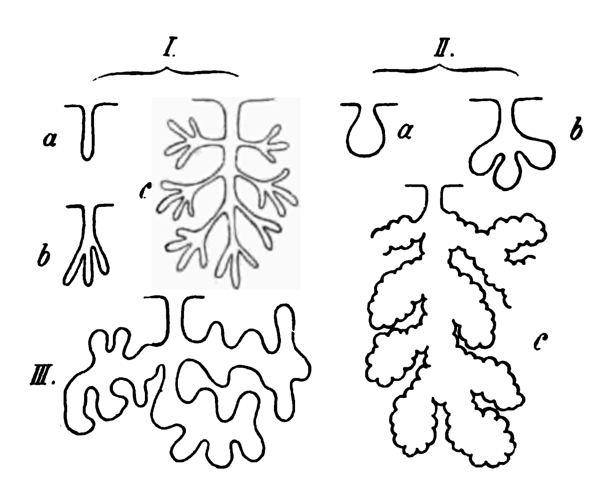


Fig. 121. Schematische Darstellung der Drüsenformen. (Ellenberger-Günther.)
I. Tubulöse Drüsen. *a*) Einfache Einzeldrüse, *b*) verästelte Einzeldrüse, *c*) zusammengesetzte Drüse. *II.* Alveoläre Drüsen. *a*) Einfache Einzeldrüse, *b*) verästelte Einzeldrüse, *c*) zusammengesetzte Drüse. *III.* Tubulo-alveoläre Drüse. (Ellenberger-Günther.)

zutage. Eine solche Einsenkung von Drüsenepithel bezeichnet man kurzweg als Drüse.

Drüsenformen. Ist die Epitheleinsenkung einfach schlauchförmig, so bezeichnet man die Drüse als tubulös (Fig. 120 *d*), stellt sie einen rundlichen Hohlraum dar, als alveolär (Fig. 120 *c*) oder auch als alveär. Bei diesen einfachen Drüsenformen (Fig. 120 und Fig. 121 *I a* und *II a*)

münden die Drüsenlumina direkt an der Oberfläche der Schleimhaut, so dafs von einem sekretführenden Gang kaum die Rede sein kann.

Durch sekundäre Einstülpungen tubulösen oder alveolären Typus entstehen kompliziertere Formen, die als verästelte Einzeldrüsen bezeichnet werden (Fig. 121 *Ib* und *IIb*), wenn die Endstücke direkt oder unter Vermittlung eines kurzen Ganges in einen Ausführungsgang münden, oder als zusammengesetzte tubulöse bezw. alveoläre Drüsen, wenn eine Anzahl von Endstücken (= Endgruppen) durch eine Sammelröhre mit dem Ausführungsgang in Verbindung steht (Fig. 121 *Ic* und *IIc*).

Schlauchförmige Drüsen mit kolbig erweiterten Enden der Tubuli werden als alveolotubulös bezeichnet (Stöhr). Es können aber auch ausgesprochen alveoläre Drüsen durch Längenausdehnung ihrer Alveoli tubulöses Aussehen zeigen (Talgdrüsen an dicht behaarten Körperstellen). Diese sind dann als tubuloalveolär zu bezeichnen *). Münden die Alveoli in einen gröfseren gemeinsamen Hohlraum, so wird dieser als Alveus bezeichnet (Fig. 121 *IIc*).

Abgesehen von den einfachsten Formen der Einzeldrüsen beteiligt sich nicht die ganze Epitheleinsenkung an der Sekretbildung, sondern meist nur die Endtubuli und Alveoli. Das übrige Kanalwerk, dessen Zellen mehr den Charakter des Deckepithels beibehalten, funktioniert als Ausführungsweg des Sekretes.

Einzelnen Drüsen fehlt ein Ausführungsgang. Die Drüsenschläuche werden vom Mutterboden abgeschnürt und stellen dann allseitig geschlossene „Follikel“ dar (Ovarien, Schilddrüse, Gehirnanhang). Beim Eierstock platzen diese zu einer bestimmten Zeit ihrer Entwicklung und entleeren ihren Inhalt (dehiszierende Drüse). Das Sekret der Schilddrüse gelangt durch die Lymphwege ins Blut (innere Sekretion).

Zu den alveolären Drüsen rechnen die Lungen, die Talgdrüsen, die Milchdrüsen; zu den tubulösen die Wanddrüsen des Magens und des Darmes, des Uterus, die Hoden, die Schweifsdrüsen. Bei letzteren ist der Drüsenschlauch m. o. w. gewunden, deshalb auch die Bezeichnung „Knäueldrüse“ (Fig. 128). Die Nieren nehmen insofern eine besondere Stellung ein, als die langen Tubuli an ihren Enden in Bläschen (Malpighi'sche Körper) übergehen. Eine weitgehende Modifikation des tubulösen Baues zeigt die Leber.

Zu den tubuloalveolären Drüsen rechnen die Schleim- und Speicheldrüsen, die Tränendrüse.

---

*) Flemming spricht sich in seiner Arbeit: „Über Bau und Einteilung der Drüsen“ gegen die Aufstellung von Mittelklassen wie alveolotubulös oder tubuloalveolär aus, weil diese Bezeichnungen nur halbe Mafsregeln darstellen und zu weiteren Komplikationen Veranlassung geben. Er empfiehlt, den Anschwellungen einzelner Drüsentubuli, die häufig nicht durch eine Erweiterung des Lumens, sondern nur durch höheres Drüsenepithel bedingt sind, die überdies nicht immer am Ende der Tubuli, sondern in deren Verlauf sich vorfinden, bei der Einteilung der Drüsen keine zu hohe Bedeutung beizumessen. Wenn in Obigem trotzdem die Mittelklassen Erwähnung gefunden haben, so geschah dies lediglich in Anlehnung an die neueren Werke über Gewebelehre des Menschen und auch deshalb, weil die Festhaltung dieser Begriffe die Beschreibung der Organe erleichtert. Eine alveolotubulöse Drüse ist eine solche, bei der die tubulöse Form der Drüsenendstücke vorherrscht, so dafs die Tubuli nur mit End- oder mit relativ wenigen, d. h. relativ entfernt voneinander stehenden Alveoli bezw. Ausbuchtungen versehen sind. Bei den tubuloalveolären Drüsen herrschen dagegen die Alveoli vor; sie liegen z. B. dicht hintereinander als seitliche Ausbuchtungen von Schläuchen, oder es kommen neben den typischen Alveoli bezw. Acini auch vereinzelte Tubuli vor.

Die kleineren einfachen Drüsen sitzen in der Wandung der Hohlorgane, in welche sie ihr Sekret ergiefsen und werden deshalb als Wanddrüsen bezeichnet, während die zusammengesetzten Drüsen z. T. umfangreiche Gewebsmassen darstellen, die aufserhalb der Hohlorgane liegen und auch Anfangsdrüsen genannt werden (Leber, Pankreas).

Bei Betrachtung der Drüsen hat man zu berücksichtigen: die Drüsenwandung mit den Drüsenzellen, das Drüsenlumen, die Ausführungsgänge, das Stützgewebe, Blutgefäfse, Lymphbahnen und Nerven.

Die Drüsenwandung wird gebildet durch eine meist strukturlose Haut, Glashaut, Membrana propria*), welcher nach einwärts die Drüsenzellen anliegen. In manchen Fällen zeigt die Propria einen fibrillären Bau oder erscheint aus platten, zackigen Zellen zusammengesetzt. Bezüglich der Abstammung der Propria, ob vom Epithel oder vom Bindegewebe, mag wohl dasselbe gelten, was Stöhr bezüglich der Glashaut der Haarbälge nachgewiesen hat. Wie diese, so stellt auch die Drüsenpropria eine Fortsetzung der Glashaut dar, welche das Deckepithel vom

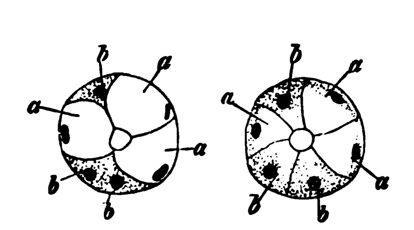


Fig. 122. *I.* Alveolus mit *a*) sekretgefüllten, *b*) sekretleeren Zellen. *II.* Alveolus mit Zellen, die nur zum Teil Sekretbestandteile enthalten.

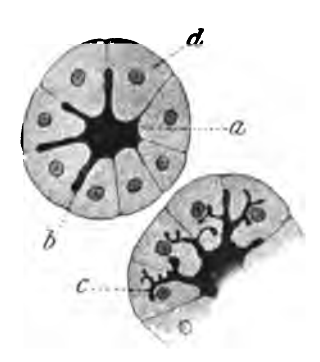


Fig. 123. Sekretkapillaren. Ein ganzer und ein halber Querschnitt je eines Drüsentubulus mit Sekretkapillaren. *a*) Lumen der Drüse, *b*) interzelluläre (zwischenzellige) Sekretkapillaren, *c*) Intrazelluläre (binnenzellige) Sekretkapillaren, *d*) Drüsenzellen. (Ellenberger-Günther.)

darunterliegenden Bindegewebe trennt. Äufserlich ist die Glashaut von Blut- und Lymphgefäfse beherbergendem Bindegewebe umhüllt. Zwischen der Glashaut und dem Drüsenepithel finden sich in einigen Fällen sternförmige Zellen, wahrscheinlich epithelialer Natur, oder auch glatte Muskelzellen (Schweifsdrüsen).

Die nach Art eines einschichtigen Epithels angeordneten Drüsenzellen umschliefsen das Drüsenlumen, welches je nach der Menge und Flüssigkeit des Sekretes ein sehr enges oder ein weiteres ist. Die membranlosen Zellen sind plattenförmig, kubisch oder hoch zylindrisch mit verjüngtem inneren Ende. Die Kerne liegen in der Mitte oder nahe dem basalen Ende. Ein einfaches Centrosoma ist in den meisten Fällen in der Mitte der Zelle nachweisbar (Zimmermann). Gegen das Drüsenlumen sind die Interzellularräume durch Schlufsleisten abgeschlossen.

---

*) Eine derselben äufserlich anliegende Faserhaut wird als Tunica propria bezeichnet.

Der Zelleib zeigt je nach dem Funktionszustand der Zelle ein verschiedenes Aussehen. Dieses tritt um so deutlicher hervor, wenn die Zellen ein und desselben Drüsenabschnittes in verschiedenen Funktionszuständen sich befinden (Fig. 122 *I.*). Sekretleere Zellen sind kleiner, oft vom Lumen zurückgedrängt durch sekreterfüllte Nachbarzellen, fein granuliert und färbbar. Der Kern ist bläschenförmig. Bei der Sekretbildung vergröfsern sich die Granula, werden hell, schwächer färbbar und sammeln sich in der inneren Zellhälfte an, so dafs nun die Zelle deutlich eine helle Innenzone und eine dunklere Aufsenzone unterscheiden läfst (Fig. 122 *II.*). Erstere wird auf Kosten letzterer um so gröfser, je weiter die Sekretbildung fortschreitet. Dabei nimmt auch der Gesamtleib der Zelle zu, dessen Kern nun, umgeben von einer geringen Menge von Protoplasma, m. o. w. abgeplattet oder sogar zackig der Zell-

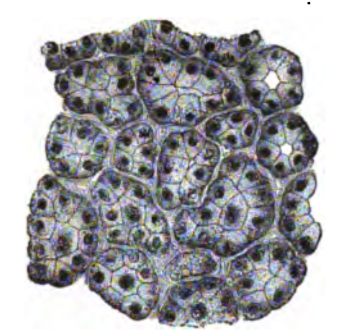


Fig. 124. Drüse mit sekretleeren Zellen.

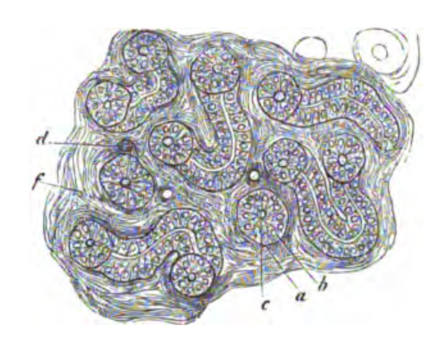


Fig. 125. Querschnitt durch eine Knäueldrüse.

Aus diesen Figuren geht hervor, dafs das mikroskopische Querschnittsbild einer Drüse von der schematischen Darstellung einer Drüse bedeutend abweicht, indem nur in seltenen Fällen der tubulöse oder acinöse Bau aus einem Querschnittsbild zu erkennen ist. Der Zusammenhang der Endstücke mit dem Ausführungsgang ist fast nie ersichtlich. Die Tubuli und Alveoli, deren Lumina häufig nicht in der Schnittebene liegen, erscheinen, je nachdem sie durch den Schnitt getroffen sind, als langgestreckte, ovale oder mehr rundliche Gruppen bindegewebig abgegrenzter Epithelzellen. Dies genügt, um an genügend dünnen Schnitten die Struktur der Zellen, ihre Form- und Lageverhältnisse zu erkennen. Die räumliche Konfiguration einer Drüse ist nur durch Rekonstruktion einer lückenlosen Schnittserie zu erschliefsen.

basis anliegt. Die Sekrettropfen, zuweilen schon die Granula, werden in das Drüsenlumen ausgestofsen. Hält die Sekretausscheidung mit der Sekretbildung gleichen Schritt, so treten die erwähnten Funktionsphasen nicht deutlich hervor.

Bei der Becherzelle überwiegt anfangs die Sekretbildung, später die Ausscheidung des Schleimes, die leere Zelle stirbt ab (Stöhr). Nach Jeleniewski regenerieren sich die leeren Zellen des Nebenhodens wieder zu Flimmerepithelzellen.

Im mehrschichtigen Epithel beginnt die Schleimbildung bereits in tiefliegenden Zellen; die Entleerung findet erst statt, wenn diese die Oberfläche erreicht haben. (Jedoch kommen interzelluläre Schleimgänge im gemischten Epithel des Lidsackes vor.)

In den meisten Fällen bleiben die Zellen bei der Sekretion erhalten, in einzelnen Fällen gehen sie zugrunde, z. B. bei der Talgdrüse: die basalen Zellen vermehren sich ständig, die vorgeschobenen Tochterzellen degenerieren fettig unter Kernschwund und Auflösung des Zelleibes.

Das hierdurch gelieferte fettige Sekret fliefst in den Haarbalg ab. Ein eigentliches scharf begrenztes Drüsenlumen ist hier nicht vorhanden. Bei wieder anderen Drüsen besteht das Sekret aus den Drüsenzellen selbst (Hoden, Eierstock). Eine besondere Stellung nimmt infolge ihrer Funktion die Lunge ein.

Das Sekret wird entweder in Form feinster Tropfen in das Drüsenlumen abgegeben oder es sammelt sich bereits in Gängen innerhalb der Zellen und zwischen den Zellen, um von hier aus in das Drüsenlumen einzutreten. Diese Gänge werden als binnenzellige (intrazelluläre) bezw. zwischenzellige (interzelluläre) Sekretkapillaren bezeichnet (Fig. 123). Letztere sind durch Fortsetzungen der Schlufsleisten eingefafst.

Binnenzellige Sekretkapillaren sind in der Leber, in den Fundusdrüsen des Magens und in den Schweifsdrüsen nachgewiesen. Der Nachweis der Sekretgänge sowie der oft sehr feinen Drüsenlumina geschieht durch fällbare Metallsalzlösungen.

Den binnenzelligen Sekretkapillaren würden sich nach Fuchs die „Trophospongien" Holmgrens anreihen, welche nichts anderes darstellten als ein mit Flüssigkeit gefülltes wandungsloses Kanalnetz.

Wie die Pseudopodien der Darmepithelien zur Resorption dienen, so stehen nach Fuchs ähnliche Gebilde, nämlich die bisher für Flimmerhaare gehaltenen Härchen auf der Oberfläche der Nebenhodenepithelien (abgesehen vom Epithel der Duct. efferentes) im Dienste der Sekretion, indem sie das Sekret in das Kanallumen leiten. Sie lassen sich in das Innere des Zelleibes verfolgen, bilden um den Kern ein „Gewirr" und setzen sich bis zur Zellbasis fort. Bei der Sekretanhäufung schwillt der Knäuel an.

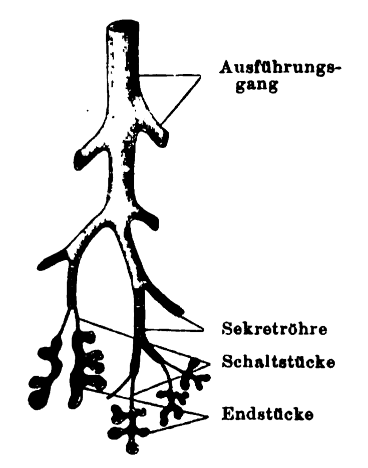


Fig. 126. Schematische Zeichnung der verschiedenen Abschnitte einer Drüse. (Nach Stöhr.)

Eine Anzahl von Endstücken tubulöser oder alveolärer Art, die ihr Sekret in einen gemeinsamen Gang, Drüsengang (Schleimgang, Speichelgang, Gallengang u. dgl.) ergiefsen, bilden mit diesen eine Endgruppe (Flemming) oder Gangsystem (E. Schulze) und mitsamt dem umhüllenden Bindegewebe ein Primärläppchen.

Indem sich eine Reihe von Primärläppchen, deren Gänge zusammen in einen gröfseren Drüsengang münden, zu einer gröfseren Gruppe vereinigen, entsteht ein Sekundärläppchen. Die Vereinigung der Ausführungsgänge dieser zu einem gröfseren Ast bedingt das Entstehen von Tertiärläppchen.

Die Drüsengänge sind von einem einschichtigen kubischen oder zylindrischen, meist nicht sezernierenden Epithel ausgekleidet. Aus ihrem Zusammentritt resultiert ein „Ausführungsgang", der meist ein mehrschichtiges Epithel besitzt. Die Propria ist bindegewebig mit Beimischung elastischer Fasern und besitzt häufig eine Muskularis, mitunter auch kleine Schleimdrüsen.

In manchen Drüsen stellen die Verästelungen des Ausführungsganges nicht nur sekretleitende Gänge dar, ihrem Epithel obliegt auch die Ausscheidung bestimmter Stoffe (Salzlösungen). Dasselbe ist dann hoch zylindrisch mit einer basalen Längsstreifung. Solche Gänge sind (nach Stöhr) als Sekretröhren zu bezeichnen. Sie gehen nicht direkt in die

Endtubuli über, sondern durch Vermittlung enger Schaltstücke, die mit platten Zellen ausgekleidet sind (Fig. 126).

Die zusammengesetzten Drüsen zeigen bezüglich der Ramifikation ihrer Ausführungsgänge auffällige Verschiedenheiten. Der Ausführungsgang verzweigt sich entweder bi- oder trichotomisch (Arborisation)

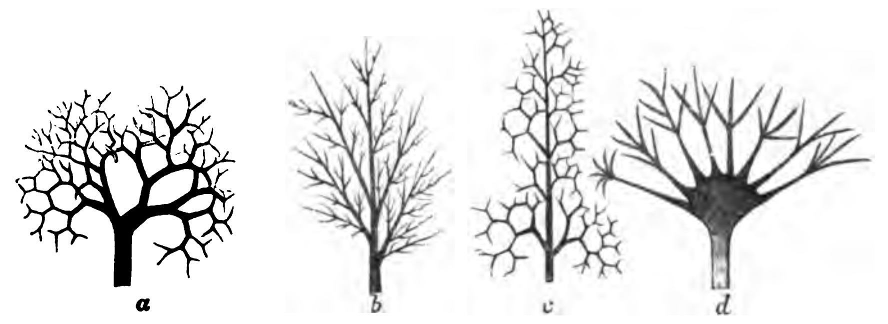


Fig. 127. Schema der Drüsenausführungsgänge. *a*) Schema der dendritischen Verzweigung, *b*) der Abzweigung, *d*) der strauchartigen Verästelung der Ausführungsgänge, *c*) Kombination der Verzweigung und Abzweigung. (Ellenberger.)

(Fig. 127 *a*); oder der sich verengende Hauptstamm bleibt erhalten und gibt nur Seitenzweige ab (Abzweigung) (Fig. 127 *b*); oder er löst sich plötzlich in viele Äste auf (strauchartige Verzweigung) (Fig. 127 *d*); oder es treten Kombinationen der Verästelung und Verzweigung ein (Fig. 127 *c*). Die Äste können auch wieder Verbindungen unter sich eingehen (Anastomosen, z. B. Pankreas). Finden diese an den Sekretkapillaren statt, so resultiert eine netzförmige Drüse (Leber). In einzelnen Drüsen finden sich blasige Erweiterungen der Ausführungsgänge.

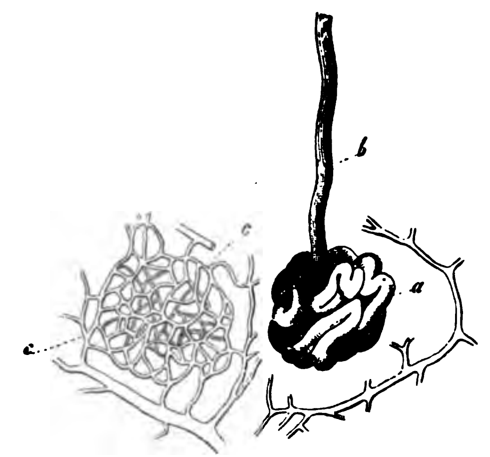


Fig. 128. Knäueldrüse.
a) Drüsenknäuel, *b*) Ausführungsgang, *c*) Gefäfsnetz der Drüse.

S t ü t z g e w e b e. Die einzelnen Läppchen sind von Bindegewebe umschlossen und durch interstitielles Bindegewebe, welches bezüglich seiner Masse, seines Gefüges und seines Fettreichtumes bei den einzelnen Drüsen grofse Verschiedenheiten zeigt, zusammengehalten. Hierdurch erklären sich der körnige oder lappige Bau, sowie die Verschiedenheiten in der Konsistenz der einzelnen Drüsen.

Die B l u t g e f ä f s e, L y m p h g e f ä f s e u n d N e r v e n verlaufen in dem Interstitialgewebe und verästeln sich mit demselben, so dafs mit dem Feinerwerden der Bindegewebszüge auch ein Kleinerwerden der Gefäfse und Nerven Hand in Hand geht. Die Kapillaren umspinnen die Tubuli und Alveoli als engmaschige Netze, die der Propria dicht anliegen, so dafs das periphere, aufnehmende Ende der Drüsenzellen den

Kapillarschlingen zugekehrt ist, während das abgebende Ende an das Drüsenlumen grenzt. Die Kapillaren vereinigen sich wieder zu abführenden Venen.

Die eintretenden Gefäfse bilden aber nicht nur Kapillarnetze für die Sekretionszellen (funktionelles Kapillargebiet), sondern auch für das interstitielle Gewebe, die Ausführungsgänge u. dgl. (nutritives Kapillarnetz). In einigen Drüsen (Lunge, Leber) werden diese beiden Kapillargebiete von je einer besonderen Arterie versorgt.

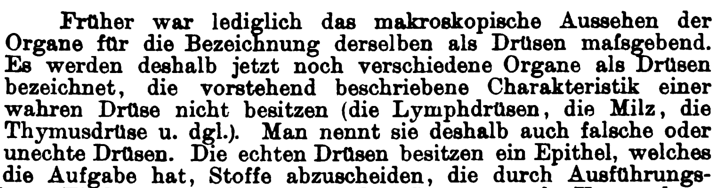


Fig. 129. Schmelzfasern im Längs- und Querschnitt.

Bei den einfachen Drüsen kommt ein besonderes Stützgewebe kaum in Betracht. Als solches fungiert das Gewebe, in welchem sie liegen (Propria der Schleimhaut, Corium der Cutis). Ebenso stammt ihr Kapillarnetz von Zweigen der Gefäfse ihrer Umgebung.

Die Lymphgefäfse scheinen aus perialveolären und peritubulösen Lymphräumen zu entspringen.

Früher war lediglich das makroskopische Aussehen der Organe für die Bezeichnung derselben als Drüsen mafsgebend. Es werden deshalb jetzt noch verschiedene Organe als Drüsen bezeichnet, die vorstehend beschriebene Charakteristik einer wahren Drüse nicht besitzen (die Lymphdrüsen, die Milz, die Thymusdrüse u. dgl.). Man nennt sie deshalb auch falsche oder unechte Drüsen. Die echten Drüsen besitzen ein Epithel, welches die Aufgabe hat, Stoffe abzuscheiden, die durch Ausführungsgänge entleert werden. Finden diese Stoffe für den Körper noch Verwendung (Speichel, Galle), so bezeichnet man sie als Sekrete, sind sie für den Organismus unbrauchbar (Harn), als Exkrete. Die Produktion dieser Stoffe findet entweder durch Verarbeitung von Bestandteilen des Blutes innerhalb der Drüsenzellen statt, oder es liegt eine Art Filtration von Blutbestandteilen vor (Transsudate), oder endlich die Drüsenzellen werden selbst zum Sekret.

III. Epitheliale Bildungen.

Im engeren Sinne werden als solche die Schmelzsubstanz der Zähne und die Linsensubstanz des Auges bezeichnet. Sie stellen vom epithelialen Mutterboden abgeschnürte Gewebsteile dar, deren Zellen eine weitgehende innere Differenzierung erfahren haben.

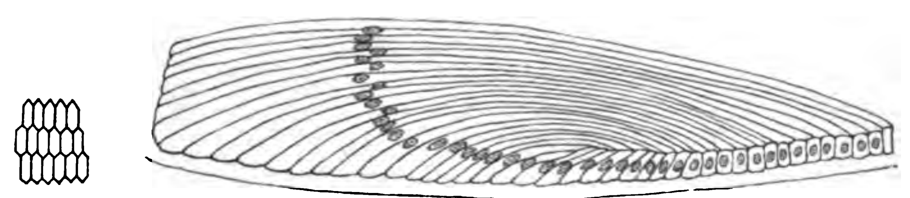


Fig. 130. Linsenfasern im Querschnitt.

Fig. 131. Übergang des Epithels in die Linsenfasern. Meridionaler Schnitt durch den Rand der Kaninchenlinse (Babuchin).

1. Die Schmelzsubstanz der Zähne geht aus den inneren Schmelzzellen des Schmelzorganes hervor, welch letzteres eine versenkte und abgeschnürte Epithelmasse des embryonalen Kiefers darstellt. Die „Ameloblasten“ versteinern von der angrenzenden Zahnpapille aus in peripherer Richtung und bilden dadurch die regelmäfsigen sechseckigen Schmelzprismen und das Schmelzoberhäutchen. (Näheres unter „Zähne“.)

2. Die Linsensubstanz entwickelt sich aus einem, durch einschichtiges Zylinderepithel gebildetes Bläschen, das sich vom Ektoblastepithel abgeschnürt hat. Während nun die Zellen der vorderen Wand des Bläschens sich wenig verändern und zum Linsenepithel werden, wachsen die der hinteren Wand zu langen Fasern aus, die schliefslich den ganzen Bläschenhohlraum ausfüllen. (Näheres unter „Sehorgan".)

Im weiteren Sinne müfsten als epitheliale Bildungen auch bezeichnet werden die Epidermoidalgebilde, die Drüsen, ferner die Chorda und das gesamte Nervensystem. Erstere stehen dem Deckepithel sehr nahe, lassen sich überhaupt nicht scharf davon trennen, so dafs es unumgänglich nötig ist, sie mit den gewöhnlichen Oberhäutchen zusammenzufassen*). Letztere zeigen sehr früh so weitgehende Umbildungen ihrer ursprünglich epithelialen Elemente, dafs von einer Angliederung an das Epithelgewebe nicht mehr die Rede sein kann.

II. Die äufsere Bedeckung, Integumentum commune, Cutis.

Die äufsere Bedeckung, schlechtweg Haut genannt, stellt eine schützende Hülle des Tierkörpers dar, die je nach dem Grade der äufseren Beeinflussung an verschiedenen Körperregionen in ihrem Bau bedeutend modifiziert ist (Hufe, Klauen als modifizierte Oberhaut an den Extremitätenenden). Ihre Schutzwirkung ist nicht nur gegen traumatische Einwirkungen gerichtet, wozu sie ihre Festigkeit, Elastizität und Verschieblichkeit befähigt, sondern auch gegen das Eindringen von Mikroorganismen und vieler toxischer Substanzen vermöge der Dichtigkeit der unverletzten Oberhaut. Haare, Schweifsdrüsen und ein kompliziertes Blutgefäfsnetz bilden unter nervöser Beeinflussung einen thermostatischen Apparat für die Körpertemperatur. Von mehr untergeordneter Bedeutung sind diese Gebilde als Exkretionsorgane zur Elimination von Pigmentstoffen, Kohlensäure, Harnstoff u. dgl. Andere Drüsen stehen im direkten Dienste der Haut, indem sie durch ihr fettes Sekret die Quellungsfähigkeit der Epidermis in Wasser vermindern und ihren Widerstand gegen das Eindringen von Mikrokokken u. dgl. erhöhen. Sie erreichen bei vielen Tieren an manchen Körperstellen eine eminente Entwicklung, wobei ihnen sackartige Einstülpungen der Haut Raum und Schutz bieten (Schmiergruben). Dafs die Sinnesorgane zur Haut in enger Beziehung stehen, ist aus dem Kontakt derselben mit der Aufsenwelt leicht begreiflich. Besonders ist es der Tastsinn, für welchen komplizierte Einrichtungen getroffen sind, die bei einigen Tieren (Chiropteren) zu einer wunderbaren Vollkommenheit und Leistungsfähigkeit sich ausgebildet haben.

Als Waffen dienen Hufe, Krallen, Hörner, und wenn der Schmuck der Haartiere mit dem der gefiederten Welt auch nicht konkurrieren kann, so sind Glanz, Farbe und Form der Haare und der Hörner und noch anderweitige Eigentümlichkeiten des Integumentes nur unter Zugrundelegung eines ästhetischen Prinzipes zu erklären.

*) Vid. Kölliker 6. Auflage, Bd. 1, S. 88.



Wollten wir auf die hohe Bedeutung der Oberhaut in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung noch näher eingehen, so liefse sich auch für die Haustiere die Richtigkeit der auf den Menschen bezüglichen Worte Raubers klarlegen: „Der höhere Mensch hat aufsen, der niedrigere innen seine Lage".

Bau der Haut im allgemeinen. Die Grundlage der Haut, cutis, bildet eine derbe Bindegewebsmembran, Corium, Derma, die im Hinblick auf ihre technische Verwendung als Lederhaut bezeichnet wird. Gegen die Oberfläche zu ist sie scharf begrenzt und getrennt von der daraufliegenden Oberhaut, Epidermis, durch eine zarte Glashaut oder Basalmembran. Verschieden geformte Papillen erhöhen den Zusammenhalt beider Schichten und begünstigen durch ihren Gefäfsreichtum die Ernährung der gefäfslosen Epidermis.



Fig. 132. Schnitt durch den Sohlenballen eines Hundes. *E.* Epidermis; *Pr.* Corium, pars reticularis, nach oben drei zusammengesetzte Papillen tragend (= *P*), bei *Sc.* in die Subcutis übergehend; *F.* Fettgewebe der Subcutis. Vergr. ca. 30. (Bonnet.)

Nach einwärts zeigen die Fasern der Lederhaut eine Auflockerung ihres Gefüges. Zellen, besonders solche mit der Tendenz zur Fettaufspeicherung, sind zahlreich vertreten. Durch diese Schicht, Unterhaut oder Subcutis genannt, wird die eigentliche Haut auf der Unterlage — Muskeln, Sehnen, Knochen usw. — befestigt. Sie mufs bei der Abnahme der Haut durchtrennt werden.

An den Körperöffnungen — Maulspalte, Nasenöffnungen, Lidspalte, Schamlippen, Penisende, Strichkanal, After — gehen die einzelnen Schichten der Haut in die entsprechenden Schichten der Schleimhäute über.

Die Farbe der Cutis ist je nach dem Pigmentgehalt und der Dicke der verhornten Epidermis mehr oder weniger dunkelbraun oder blaugrau bis rosa. Farbe sowie zahlreiche feinere und gröbere sich durchkreuzende Furchen werden bei unseren Haustieren durch die dichte Behaarung verdeckt.

Die Dicke der Cutis — Corium und Epidermis — ist nach Tierart, Rasse, Alter und Individualität, aufserdem noch am selben Individuum nach den Körperregionen sehr schwankend. Äufseren Einwirkungen in höherem Grade ausgesetzte Körperteile besitzen eine dickere Cutis als geschütztere Partien.

Die Lederhaut ist eine etwas elastische, derbe, weifsliche, undurchsichtige Membran, welche gröfstenteils aus Bindegewebsfasern und elastischen Fasern besteht. Die Bindegewebsfasern, aus zahlreichen Fibrillen zusammengesetzt, sind von sehr wechselndem Mafse, von zylindrischem, prismatischem oder flachem Querschnitte und leicht welligem Verlaufe. Wegen ihrer gesetzmäfsigen Verlaufsrichtung wird die Lederhaut als „geformtes Bindegewebe" bezeichnet.

Auf Querschnitten lassen sich zwei Schichten deutlich unterscheiden,

welche aber ohne scharfe Grenze ineinander übergehen*). Die tiefere Schicht, Stratum reticulare, ist durch kräftige Bindegewebszüge ausgezeichnet, die hauptsächlich parallel zur Hautfläche gelagert sind und sich recht- oder spitzwinkelig durchflechten nach Art einer Strohmatte (Bonnet), so dafs hierdurch ein rhomboides Maschenwerk gebildet wird. Die Form dieser Maschen ist abhängig von der vitalen Spannung der Haut. Die gröfsere Diagonale entspricht hierbei der Spannungsrichtung. Wie Dupuytren, Malgaigne und Langer nachgewiesen haben, ist die Verlaufsrichtung der Fasern von Einflufs auf die Spaltbarkeit der Haut. Mit stielrunden Instrumenten ausgeführte Einstiche erscheinen rund oder unregelmäfsig eckig, wo eine vorherrschende Spannungsrichtung nicht existiert; hier durchflechten sich die Fasern rechtwinkelig. In den meisten Fällen aber sind die Stichöffnungen elliptisch. Der Längsdurchmesser der Öffnung zeigt die Richtung der gröfseren Spannung an. Burkart wies nach, dafs die Spaltbarkeit der fötalen Haut je nach den Entwicklungsstadien einzelner Organe mehrfach wechselt. Rauber macht darauf aufmerksam, dafs künstlich gespannte Haut leicht in Streifen, entsprechend der Spannungsrichtung, getrennt werden kann, aber viel weniger in einer dazu senkrechten Richtung. Es wird also durch den retikulären Bau der Lederhaut die gröfste Zugfestigkeit der Cutis in die Richtung der gröfsten Spannung verlegt.

Für die Haustiere läfst sich leicht nachweisen, dafs die Richtung der leichteren Spaltbarkeit, somit auch die Richtung der gröfsten Spannung mit der Strichrichtung der Haare zusammenfällt. Die Haarbälge haben sich eben in das Maschenwerk der Bindegewebsfasern nach Mafsgabe des geringsten Widerstandes eingesenkt. Für die Chirurgie ergibt sich daraus, dafs Hautschnitte in der Strichrichtung der Haare weniger klaffen werden als senkrecht dazu.

Durch Bindegewebsfasern (= Fibrillenbündel), welche aus dem Stratum reticulare schräg nach aufwärts und abwärts steigen, wird der Zusammenhang mit den benachbarten Schichten vermittelt. Sie finden sich besonders massig in Begleitung der ein- und austretenden Blutgefäfse und Nerven. Netze elastischer Fasern, die erst gegen das Ende des Fötallebens durch Orcein nachweisbar sind, umspinnen und verbinden die Bindegewebsfasern. Eine besondere Kittsubstanz ist nicht nachweisbar. Die kapillaren Maschenräume sind während des Lebens mit Lymphe gefüllt.

Die oberflächliche Schicht der Lederhaut, von der Basis der Haarpapillen bis zur Glashaut, wird als Stratum papillare bezeichnet.

(So Stöhr, Davidoff, Rauber, während Bonnet, Martin u. a. diese Schicht in ein Stratum papillare und Stratum intermedium trennen. Bei der geringen Entwicklung des oberflächlichen Papillarkörpers der behaarten Haut und der Unmöglichkeit einer Abgrenzung der genannten Schichten dürfte sich diese weitere Einteilung nicht empfehlen. Statt der Bezeichnung Stratum papillare möchte ich die Bezeichnung Stratum pilosum in Vorschlag bringen.)

In dieser Schicht sind die Haartaschen, Drüsen und Muskeln eingelagert. Die Bindegewebsfasern sind im allgemeinen feiner und zu

*) Dieselben begünstigen deshalb auch keine Flächenspaltbarkeit der Haut. Bei der in der Ledertechnik ausgeführten Flächenspaltung spielt die Struktur der Haut keine Rolle.



einem dichteren Geflecht verbunden, besonders gilt dies für die oberflächlichsten Lagen, wo sie nach Bonnet zu einer mehr homogenen glänzenden Schicht konfluieren.

Die gröberen Züge gewähren in ihren auch hier rhombisch geformten Maschenräumen den Haartaschen und Drüsen Platz, während feinere den bindegewebigen Teil der Haartaschen bilden und die Drüsen umspinnen. Daraus resultiert ein scheinbar unregelmäfsiger Verlauf der Fasern.

Gegen die Epidermis zu schliefst die Lederhaut nicht mit einer ebenen Fläche ab, sondern zeigt unregelmäfsige hügelige Erhebungen oder, an unbehaarten Stellen, solche von zylindrischer oder mehr kegelförmiger Gestalt, Papillae corii genannt, deren Gesamtheit man als Papillarkörper bezeichnet. Die Oberfläche der Papillen erweist sich an feinen Schnitten unregelmäfsig gezackt. Die in den Papillen schlingenförmig umbiegenden Bindegewebsfasern sind von dichtem Gefüge und verleihen ihnen ein fast homogenes Aussehen. Sie enthalten Gefäfsschlingen oder neben diesen auch Nervenendapparate. An dicht behaarten Körperteilen sind die Papillen nur schwach oder gar nicht entwickelt. Die Haarpapillen scheinen an ihre Stelle getreten zu sein (Bonnet). Dagegen finden sich an Hautstellen mit dicker Epidermis die Papillen gut entwickelt. Daraus erhellt deren Bedeutung für die Ernährung der gefäfslosen Epidermis und für deren Befestigung am Corium.

Bonnet fand die Papillen schwach oder gar nicht entwickelt am Kopf, Kamm und Bauch des Pferdes, am Kopf, Rücken und an den Extremitäten des Hundes; dagegen sehr stark am Nasenspiegel, am Flotzmaul und an der Rüsselscheibe, den Lippenrändern, Sohlen- und Zehenballen, ferner an den Zitzen, dem Euter, der Eichel, der Clitoris, der Schwanzspitze von Katze, Schaf, Rind und Schwein.

Brandt beschreibt ein Leistensystem an der unteren Fläche der Oberhaut des Hundes. Er unterscheidet Netze, verschiedengestaltete Convolute und mehr parallel verlaufende Leisten. Die Mündungen der Drüsen und Haarbälge sind ohne Einflufs auf den Verlauf der Leisten. Dieselben stellen selbstredend den Abdruck der Oberflächenmodellierung der Lederhaut dar.

Die gesamte Oberfläche des Coriums wird von einer zarten, an manchen Stellen kaum nachweisbaren Glashaut, Membrana limitans, gebildet. Sie stellt eine scharfe Grenzlinie zwischen Corium und Epidermis dar. Die basale Zellschicht derselben erzeugt in der Glashaut einen Abdruck in Form polygonaler Felder. Es ist noch nicht entschieden, ob die Glashaut epithelialer oder bindegewebiger Abstammung ist. Kölliker erwähnt, dafs sie in einzelnen Fällen eine Andeutung eines fibrillären Baues zeigt. (S. Glashaut des Haarbalges.)

Neben den Bindegewebsfasern nehmen die elastischen Fasern einen bedeutenden Anteil am Aufbau des Coriums. Sie verleihen der Haut eine gewisse Dehnbarkeit und eine ziemlich grofse und vollkommene Elastizität. Nach Meifsner wirkt das elastische Gewebe, welches in der fötalen Haut noch vor den Bindegewebsfasern auftritt, der physiologischen Schrumpfung des Bindegewebes entgegen und ermöglicht hierdurch die Bildung von Spalt- und Safträumen. Als Sehnen der Haardrüsenmuskeln wirken die elastischen Fasern antagonistisch zur Muskelkontraktion. Die kleineren Blutgefäfse sind von einem Netzwerk elastischer Fasern umsponnen. Ein sehr feinfaseriges Netz liegt dicht unter der Glashaut.

Die mehr senkrecht verlaufenden Fasern treten zu stärkeren Zügen zusammen, die den Muskelfasern Ansatz bieten oder sich zwischen den Haarbälgen in die Tiefe senken und dadurch die Festigkeit der Haut in der Dickenrichtung erhöhen.

Ebenso liegt auch der Glashaut der Haarbälge ein dichtes Netz elastischer Fasern an, von welchem zahlreiche radiär verlaufende Fasern zu benachbarten Haarbälgen treten oder mit stärkeren schräg verlaufenden Zügen verschmelzen. Diese Einrichtung erklärt sowohl die Verengerung

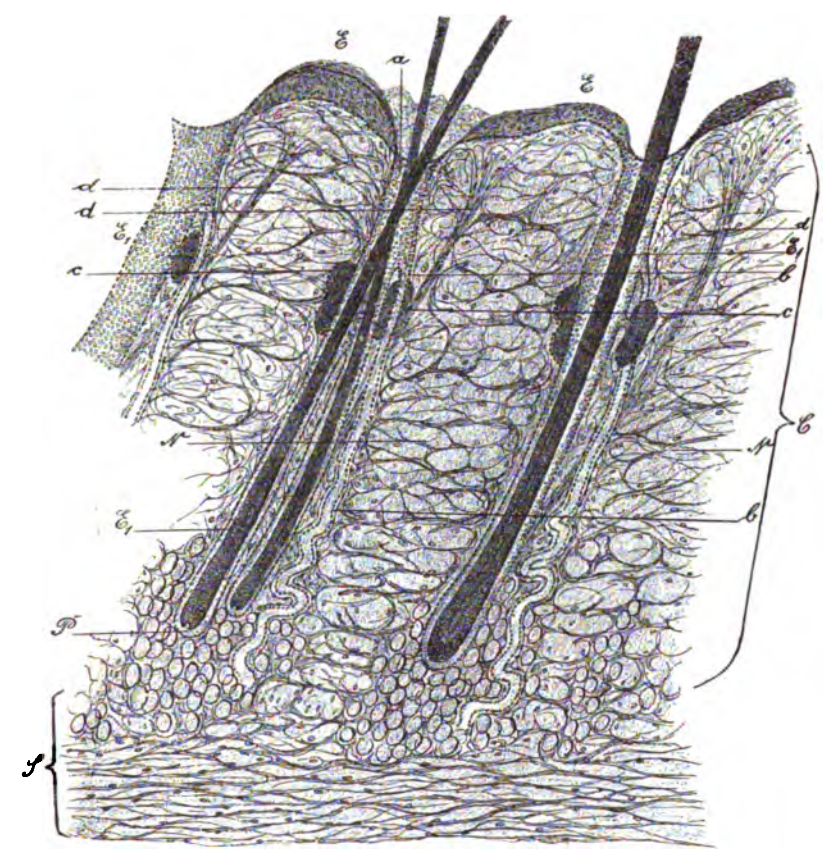


Fig. 133. Elastisches Gewebe der Hundecutis nach Behandlung mit künstlichem Magensaft (nach Stirling); der zwischen den Haarbälgen, Fett- und Knäueldrüsen übrige Raum ist durch ein elastisches Netz *N* mit vielfach eingestreuten Zellen ausgefüllt. *E* = Epidermis, *C* = Corium, *S* = Subcutis mit Fetträubchen. *a*) Haarbalgmündung, *b*) Knäueldrüsenmündung, *c*) Talgdrüse, *d*) Haarbalgdrüsenmuskel.

der Haarbälge nach dem Ausfallen der Haare als auch die bekannte Tatsache, daſs Haare nach äuſseren Einwirkungen wieder in ihre ursprüngliche Richtung zurückkehren. Besonders gilt dies für die Sinushaare, deren Bälge auch von einem hervorragend starken elastischen Netzwerk umsponnen sind.

Im Stratum reticulare sind die elastischen Fasern weniger verästelt und bilden ein langgestrecktes, hauptsächlich in der Fläche sich ausbreitendes Maschenwerk.

Nach Meifsner gehen ständig elastische Fasern zugrunde und werden durch neue ersetzt. Die älteren Fasern treten gegenüber den jüngeren bei Färbung mit Orcein durch intensivere Braunfärbung hervor.

Montenaso weist bezüglich des Menschen eine Rückbildung der elastischen Fasern der Lederhaut in jenen Hautpartien nach, an welchen sich mit zunehmendem Alter Hautfalten bemerkbar machen.

Die Unterhaut, Subcutis, Tela subcutanea, geht aus der Auflockerung der Coriumfasern in der Tiefe hervor. Eine scharfe Abgrenzung beider Schichten ist deshalb nicht möglich, wie sie auch entwicklungsgeschichtlich nur ein Ganzes darstellen. Die sich locker durchflechtenden Bindegewebs- und elastischen Fasern lassen gröfsere und kleinere Spalträume frei, die z. T. mit Fettzellen angefüllt sind, z. T. Lymphspalten darstellen.

Unter pathologischen Verhältnissen können sich in diesen Räumen grofse Flüssigkeitsmengen ansammeln (Hautödem) und umfangreiche Schwellungen bedingen.

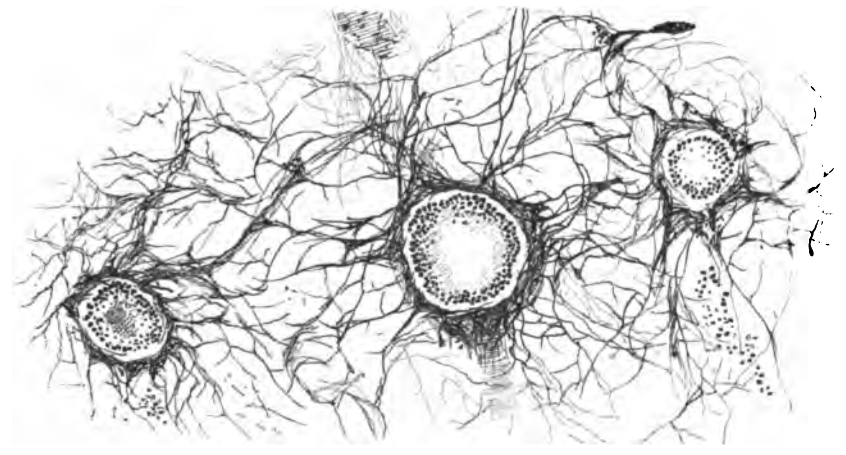


Fig. 134. Flächenschnitt durch das Corium einer Rindshaut, Stirngegend. Drei Haarbälge sind quer getroffen. Die elastischen Fasern sind durch Orceinfärbung hervorgehoben.

Auch Luft kann nach Verletzungen der Haut oder Schleimhaut an Körperstellen, wo die Bewegung ansaugende Wirkung ausübt, in die Spalträume der Subcutis eintreten (Emphysem) — Aufblasen der Subcutis frischgeschlachteter Tiere, um deren Umfang zu vergröfsern. — Subkutane Applikation gelöster Arzneistoffe.

Von der sehr wechselnden Dicke der Subcutis, der Länge und Verbindung ihrer Fasern hängt die Verschieblichkeit und Faltbarkeit der Haut ab. (Reichliche Subcutis an der Konkavität zwischen Hals und Schulter, hinter dem Ellenbogenhöcker, in der Weiche.) Ganz oder teilweise fehlt die Subcutis an Stellen, wo die Haut straff an ihre Unterlage befestigt ist (z. B. innere Ohrmuschelfläche, Lippe, Nasenspiegel, Augenlid, Eichel).

Die zelligen Bestandteile der Subcutis wie des Coriums verhalten sich wie die des Bindegewebes überhaupt und zerfallen in fixe Bindegewebszellen und Wanderzellen. Erstere sind von spindelförmiger oder sternförmiger Gestalt oder stellen Häutchenzellen dar, die als flache, kernhaltige Platten die Fasern umscheiden (Bonnet). An manchen Körper-

stellen zeigen die Bindegewebszellen der Subcutis die Neigung, durch Aufspeicherung von Fett zu Fettzellen zu werden. Diese sind meist längs der gröfseren Gefäfse zu Träubchen konglobiert oder bilden eine zusammenhängende Masse — Panniculus adiposus — die besonders beim Schwein und einigen Rinderrassen eine aufserordentliche Mächtigkeit annehmen kann. Bei den übrigen Tieren liegt die Hauptmasse des Fettes unter dem Hautmuskel.

Während einzelne Körperregionen besonders zu subkutaner Fettablagerung disponieren, bleiben andere stets frei davon, z. B. Augenlider, Penis, Hodensack.

Es bildet somit die Subcutis eine Vorratstätte für Reservematerial, dessen sich der Organismus in Zeiten schlechter Ernährung oder erhöhten Umsatzes bedienen kann. Aufserdem bildet das subkutane Fett einen Schutz gegen äufsere Insulte für die darunter liegenden Teile und spielt als schlechter Wärmeleiter eine Rolle in der Wärmeökonomie des Körpers (Fettreichtum arktischer Tiere).

Die Oberhaut, Epidermis.

Die ganze Oberfläche des Coriums ist von einer gefäfslosen, meist pigmentierten, aus Zellen gebildeten Haut, der Oberhaut, Epidermis, überzogen, die sich allen Vertiefungen und Erhabenheiten der Lederhaut genau anpafst und dieselben z. T. ausgleicht, z. T. in geringerem Grade auf ihrer Oberfläche wiederholt. Über hohe Coriumpapillen erhebt sich auch die Epidermis bedeutend und erzeugt dadurch äufserlich wahrnehmbare zottenartige Papillen, z. B. an den Sohlenballen der Fleischfresser. Werden sie durch interpapilläre Epidermis zu einer einheitlichen Masse verbunden, so stellen sie die als Huf, Klaue, Kralle, Horn bekannten Horngebilde dar.

An wenigen Stellen (vergl. Fig. 136, Nasenspiegel der Katze) finden sich zwischen den Coriumpapillen selbständige Erhebungen der Epidermis. Oberflächlich wahrnehmbaren Furchen (Flotzmaul, Schamlippen) liegen ähnliche des Coriums zugrunde. — Die Dicke der Epidermis steht im allgemeinen in einem geraden Verhältnis zur Dicke des Coriums. An den unbehaarten Extremitätenenden ist die Epidermis eminent dick, während sie in der schwach behaarten Umgebung der Körperöffnungen sehr zart ist. Ihre Dicke schwankt von $^{1}/_{100}$ mm bis mehrere Millimeter. Die Mündungen der Haartaschen und Schweifsdrüsen stellen feine, oft mit blofsem Auge wahrnehmbare Öffnungen dar, die unter dem Namen Hautporen (Stenon 1683) bekannt sind. Überall, auch an der dünnsten Epidermis, lassen sich zwei Hautschichten unterscheiden, was bereits Malpighi erkannte, nämlich ein Stratum superficiale s. corneum von trockner Beschaffenheit und ein Stratum profundum s. plasmaticum, auch Rete Malpighi genannt. Dasselbe baut sich auf aus weichen, saftreichen, membranlosen, kernhaltigen, mehrfach geschichteten, epithelialen Zellen, welche nicht dicht nebeneinander liegen, sondern durch schmale Lymphräume getrennt sind, die von feinen Fäden, Interzellularbrücken oder Stacheln genannt, durchsetzt sind. Daher werden diese Zellen auch als Riff- oder Stachelzellen bezeichnet und die ganze Schicht als Stratum spinosum. Die basale, an das Corium grenzende,

aus dicht gedrängten Zylinderzellen bestehende Zellage, Stratum basale, cylindricum s. germinativum, steht dank dem subepithelialen Kapillarnetz des Coriums unter den günstigsten Ernährungsverhältnissen. Ihr allein bleibt die Fähigkeit der Zellteilung bewahrt, was für den Ersatz der an der Oberfläche verlorengehenden Zellen von gröſster Bedeutung ist. Die Zellen der übrigen Lagen werden infolge der Gefäſslosigkeit der Epidermis um so mangelhafter ernährt, je weiter sie durch den vom Stratum basale ausgehenden jungen Nachschub gegen die Oberfläche gedrängt werden. Dies hat degenerative Vorgänge im Zelleib zur Folge, die zum Tode der Zellen führen. Gleichzeitig wird das Protoplasma der Zellen durch chemische Umsetzung (hauptsächlich Vermehrung des S-Gehaltes) in eine resistente Masse, — Keratin —, Horn genannt, umgewandelt. Infolgedessen fallen sie nicht wie andere abgestorbene Gewebsteile der Auflösung anheim, sondern dienen als trockene, kernlose Blättchen in ihrem Zusammenhang, dem Stratum corneum, zum Schutz gegen mechanische und chemische Einwirkungen für die darunterliegenden Gewebe.

Die Betrachtung der feineren Strukturverhältnisse der Oberhaut und deren Verhornungsprozesses muſs mit der basalen Zellage, dem eigentlichen Strat. germinativum, beginnen. Dieselbe besteht aus dichtgedrängten Zylinderzellen mit intensiv färbbaren, ovalen, zentralständigen Kernen, welche seitlich nur von einer schmalen Protoplasmazone umgeben sind.

Nachdem bereits im Jahre 1882 durch Ranvier im Zelleib höher gelegener Zellagen feine Fäden entdeckt wurden, fand 1889 Herxheimer in den basalen Zylinderzellen spiralig verlaufende Fasern, über deren Wesen und Bedeutung Weidenreich 1900 eingehende Untersuchungen veröffentlichte. Danach stellen die Herxheimerschen Spiralen wahre Protoplasmafasern dar, welche eine periphere Lage im Zelleib einnehmen, so daſs zwischen ihnen und dem Kern noch eine Zone homogenen Protoplasmas sich findet. Die dickeren Fasern verlaufen am oberflächlichsten; durch sie kann eine Membran der Zelle vorgetäuscht werden. An einer eingeschnürten Stelle unter dem Kern liegen die Fasern dicht gedrängt, um dann büschelförmig gegen das Corium auszustrahlen und an einer fortlaufenden Grenzlinie zu enden. Durch die Ausbreitung der Fibrillen werden die spaltförmigen Interzellularräume, welche von feinen querverlaufenden Fasern durchzogen sind, gegen das Corium hin abgeschlossen. Weidenreich gelang es, durch Kontrastfärbung zu beweisen, daſs eine Fortsetzung der Epithelfibrillen in die Fasermasse des Coriums und umgekehrt nicht stattfindet.

Eine Kittsubstanz (Glashaut) verbindet beiderlei Fasermassen. Verdünnte Säuren, selbst die $^1/_4$ %ige Essigsäure, lösen diese Kittsubstanz und führen dadurch zur Trennung der Epidermis vom Corium (Brandt, Philippson).

Auf die basale Zylinderzellenschicht folgt eine aus der Zellteilung der letzteren hervorgegangene, mehrschichtige Lage polyedrischer Zellen, welche um so abgeplatteter erscheinen, je weiter sie von der basalen Zellschicht entfernt liegen. Sie stellen das Stratum spinosum dar. Die in der Hauptsache parallel zur Oberfläche der Zellen verlaufenden Protoplasmafasern sind auch hier von sehr wechselnder Dicke und derart angeordnet, daſs die stärkeren peripher gelagert sind, während

sich die feineren im Innern des Zelleibes in ein feines Netzwerk auflösen. Zwischen beiden Fasersorten besteht jedoch Zusammenhang und Übergang. Das interfibrilläre Protoplasma — Spongioplasma Unna's — nimmt an Masse gegen den Kern hin zu. Auch ihm wird eine besondere Struktur, Interfibrillarstruktur, zugesprochen, deren sichere Erkenntnis aber wegen ihrer Feinheit auf grofse Schwierigkeiten stöfst.

Eine eigentliche Zellmembran wird den Zellen des Strat. spinosum in neuerer Zeit nicht mehr zuerkannt, dagegen, nach dem Vorschlage Renauts, die an gröberen Fibrillen reiche Peripherie der Zellen als Exoplasma und das an Interfibrillarmasse reiche Zentrum der Zellen als Endoplasma bezeichnet.

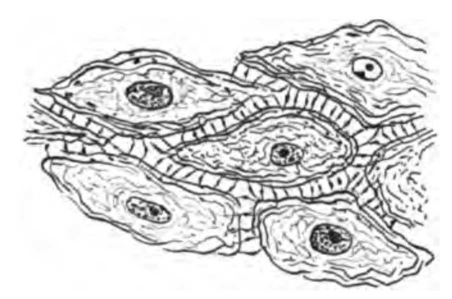


Fig. 135. Zellen aus dem Stratum spinosum (nach Weidenreich).

Die einzelnen Zellen sind durch Lymphräume voneinander getrennt, die mit Ernährungsflüssigkeit für die der Blutgefäfse entbehrende Epidermis gefüllt sind. Die Epithellymphe ist nach Flemming mit der Lymphe des Bindegewebes nicht identisch. Nach Key und Retzius eröffnet sich das Lymphbahnensystem der Epidermis durch die Schweifsdrüsengänge an der Oberfläche der Haut.

Die Lymphspalten sind in querer Richtung von feinen Fibrillen durchzogen, die benachbarte Zellen verbinden und sich in der Fibrillarmasse derselben verlieren. In der Mitte dieser „Interzellularbrücken" sind spindelförmige Verdickungen deutlich wahrnehmbar (Dermatosomen).

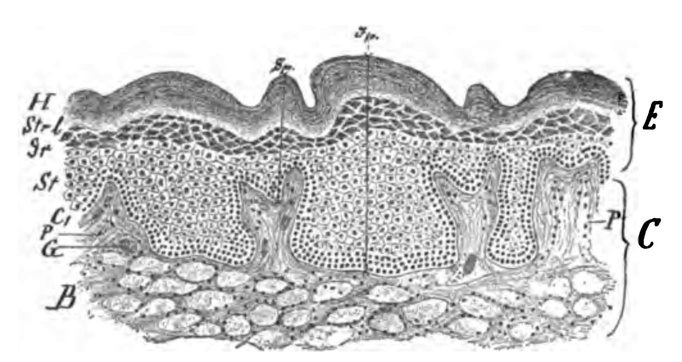


Fig. 136. Senkrechter Schnitt durch den Nasenspiegel der Katze. (Bonnet.) *C* Corium, *B* dessen Stratum reticulare, *G* Gefäfsquerschnitte, *E* Epidermis, *H* Stratum corneum, *Str l* Stratum lucidum, *Gr* Stratum granulosum, *St* Stratum spinosum, *C,* Stratum basale, cylindricum s. germinativum. *P* Papillarkörper. Vergr. ca. 70.

Eine besondere physiologische Bedeutung ist nach Rabl, Reinke u. a. diesen Knötchen nicht beizumessen.

Die oben beschriebenen basalen Zylinderzellen unterscheiden sich somit von Zellen der höheren Lagen lediglich durch die zylindrische Form und die basale Auffaserung.

Die nächstfolgende Zellschicht, das Stratum granulosum, besteht aus 1—5 Lagen mehr oder weniger abgeplatteter Zellen, die

durch Einlagerung einer körnigen Masse, des Keratohyalin, ausgezeichnet sind.

Die Blättchenform ist allmählich aus der isodiametralen Form der tieferen Zellen hervorgegangen und tritt um so deutlicher hervor, je mehr sich die Zellen der Oberfläche nähern.

Der Längsdurchmesser der Zellen über und zwischen hohen Papillen ist horizontal, an den Papillenseiten dagegen mehr vertikal gerichtet und die Zellen sind hier konzentrisch gelagert. Daraus resultiert am Querschnittsbilde ein wellenförmiger Verlauf immer deutlicher werdender Zellschichten.

Die Keratohyalinkörner sind von sehr verschiedener Gröfse, von rundlicher, länglicher oder selbst stäbchenförmiger Gestalt, isoliert oder zusammenhängend. Sie umlagern den Kern und sind wie dieser mit Pikrokarmin und Hämatoxylin intensiv färbbar. Im Wasser, Alkohol, Äther und ätherischen Ölen sind sie unlöslich, dagegen lösen sie sich in Säuren und Alkalien.

Die gröfsten Granula finden sich in den Zellen der oberen Lagen und in diesen wieder in der Umgebung des Kernes, nach aufsen werden sie kleiner. Die Zellperipherie, das Exoplasma, sowie die Interzellularräume sind stets frei von ihnen. Was Herkunft und Bedeutung des Keratohyalins anlangt, so hielt man es anfangs für eine Übergangsstufe des Protoplasmas zum Horn und glaubte, dafs der ganze Zellkern oder doch bestimmte Substanzen desselben zu seiner Bildung beitragen (Rabl). Dies lag aus zwei Gründen sehr nahe. Erstens zeigen die oberen Zellen des Stratum granulosum mehr oder weniger ausgeprägten Kernschwund, zweitens verhält sich das Keratohyalin zu vielen Farbstoffen wie das Chromatin des Kernes. Die Untersuchungen Kromayers, Weidenreichs, Apolants u. a. lassen aber kaum mehr einen Zweifel darüber, dafs das Keratohyalin ein Zerfallsprodukt der Interfilarmasse ist*). Es findet sich auch in Zellen mit noch vollkommen intakten Kernen; seine Masse übertrifft die des Kernes; seine Bildungsstätte entspricht der Verteilung der Interfilarmasse; seinem mit dem Chromatin übereinstimmenden Verhalten zu Farbstoffen stehen Differenzen zu anderen Agentien gegenüber. Die Filarmasse des Endoplasmas bleibt in ihrer protoplasmatischen Beschaffenheit neben dem Keratohyalin erhalten und kann nach Lösung des letzteren (Zenkersche Flüssigkeit) durch Färbung (nach Kromayer) zur Darstellung gebracht werden. Dagegen erfahren die starken oberflächlichen Fibrillen, das Exoplasma darstellend, eine wesentliche Umwandlung: sie legen sich dicht aneinander und verschmelzen zu einer Membran, welche sich chemisch von den urspünglichen Protoplasmafasern dadurch unterscheidet, dafs sie sich in Verdauungsflüssigkeit — Glyzerin-Pepsinextrakt und verdünnte Salzsäure — nicht mehr löst. Die membranbildenden Protoplasmafasern haben sich in Horn — Keratin — umgewandelt. Die Verhornung von Epithelzellen im allgemeinen steht also im engsten Zusammenhang mit der Filarmasse der Zellen, während das aus der Interfilarmasse hervorgehende Keratohyalin damit nichts zu tun hat. Es steht vielmehr die Keratohyalinbildung in einem umgekehrten Verhältnis zur Verhornung, da die Interfilarmasse um so spärlicher ist, je zahlreicher

---

*) Zum eingehenden Studium dieser Verhältnisse empfehlen sich die Arbeiten von Weidenreich u. Apolant, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 57. 1901.



die Fibrillen des Zelleibes sind. Exzessive Keratohyalinbildung kann ohne gleichzeitige Verhornungserscheinungen auftreten, sowie exzessive Keratinbildung ohne nachweisbare Keratohyalinkörner (Haarrinde, Hornröhrchen).

Mit diesen Vorgängen im Zelleib geht eine Verengerung der Interzellularräume Hand in Hand bis zum scheinbaren Verschwinden derselben. Der Grund hierfür wird in dem vermehrten Druck und Zug, dem die gegen die Oberfläche rückenden Zellen ausgesetzt sind, gesucht. Eine besondere Kittsubstanz zwischen den Zellen an Stelle der früher vorhandenen Lymphe ist nicht nachweisbar. Die Interzellularbrücken verkürzen sich bis auf die unverändert persistierenden Knötchen.

In den tieferen Zellagen des Strat. granulosum finden sich noch intakte Zellkerne neben bereits geschrumpften. Der Kernschwund nimmt rasch zu. Die Kerne stellen dabei vorübergehend längliche, der hellen Kernhöhle distal anliegende, homogene, färbbare Gebilde dar, bis sie in den folgenden Schichten ganz verschwinden. Die dabei in den Zelleib eintretenden Kernbestandteile werden für die Auflösung der Keratohyalinkörner verantwortlich gemacht.

Die nächstfolgende Lage stellt das durchweg aus kernlosen Zellen bestehende Stratum corneum dar, dessen basale, aus zwei bis vier Zellreihen bestehende Schicht durch intensive Färbbarkeit mit Pikrokarmin und Eisenhämatoxylin sowie durch einen eigentümlichen Glanz ausgezeichnet ist. Nach Oehl wird sie als Stratum lucidum bezeichnet.

Glanz und Färbbarkeit sind zurückzuführen auf eine fettartige tropfenbildende Substanz, das Eleidin, das den Zelleib schliefslich gleichmäfsig durchtränkt und, wie bereits angedeutet, von der Verflüssigung des Keratohyalins hergeleitet wird*).

In den höheren Lagen nimmt mit der Eintrocknung der Zellen zu dünnen Blättchen das Eleidin eine festere Konsistenz an und verliert seine vorerwähnten Eigenschaften. Weidenreich bezeichnet es nun als Pareleidin**).

Die Knötchen der ursprünglichen Interzellularbrücken bleiben auch an den trocknen Hornzellen erhalten, spalten sich aber und stellen nun die sog. Oberflächenzähnchen (vergl. Fig. 117) dar, durch welche eine Verkeilung der sich berührenden Zellen bewirkt wird. Schmale Interzellularspalten sind an nicht gequollenen Präparaten (Alkoholhärtung) deutlich nachweisbar.

Durch äufsere Einwirkungen und unter Beteiligung des Hautsekretes lösen sich die Verkeilungen der oberflächlichsten Zellagen und werden dann diese als kleine grauweifse Schüppchen entfernt.

Läfst man auf solche, durch Abstreifen mit dem Messer jederzeit von der Hautoberfläche lebender Tiere zu gewinnenden Epidermisschollen verdünnte Laugen einwirken, so isolieren sich die zelligen Elemente und quellen zu länglichrunden Bläschen auf, deren verhornte Membran eine feine Punktierung, die Oberflächenzähnchen, und unregelmäfsige Linien,

*) Ranvier ist es gelungen, durch Behandlung von Hautstücken mit Chlornatrium die Keratohyalingranula innerhalb des Stratum granulosum zum Zerfliefsen zu bringen.

**) Das Pareleidin färbt sich nach Weidenreich durch längere Einwirkung von Osmiumsäure schwarz. An behaarter Haut wird die Schwarzfärbung des Stratum corneum auch durch Fett, welches aus den Hautdrüsen stammt, bedingt.

Druckleisten, durch die Nachbarzellen verursacht, erkennen lassen. Im Innern ist eine feinkörnige oder homogene Substanz mit oder ohne Fasernetz und einer leeren Kernhöhle wahrnehmbar.

Bezüglich des Verhornungsprozesses der Epidermis des Menschen (abgesehen von den Epidermoidalgebilden) unterscheiden Zander, Rabl u. a. zwei Typen. Der Typus A findet sich an der Vola manus und Planta pedis, welchen die Sohlen- und Zehenballen der Fleischfresser entsprechen. Das Corium trägt hier hohe Papillen. Das Strat. spinosum ist hoch geschichtet, ebenso zeigen die folgenden Schichten eine bedeutende Dicke. Die verhornte Zellmembran der Hornzellen umschlieſst ein Fasernetz, welches aus verändertem Protoplasma, jedoch nicht aus Horn besteht. Eine homogene Substanz füllt das Maschenwerk aus. Im übrigen ist noch eine leere Kernhöhle nachweisbar. —

Der Typus B betrifft die übrige Epidermis. Der Papillarkörper des Coriums ist nur schwach entwickelt; die einzelnen Schichten der Epidermis sind sehr dünn; Strat. gran. und Strat. lucid. können ganz fehlen, und das Stratum corneum scheint aus vollständig verhornten Zellen zu bestehen. Weidenreich wies nach, daſs die Formdifferenzen beiderlei Hornzellen lediglich durch mechanische Momente bedingt sind. In beiden Fällen beschränkt sich die Hornsubstanz nur auf die Membran der Hornzellen. Das ohnehin nur spärlich ausgebildete Filarnetz des Endoplasmas der Zellen des Typus B geht durch Druck und Zug, deren Wirkung bei einer geringeren Zellenzahl eine viel stärkere ist, vollständig zugrunde. Durch Verkleben der verhornten Wandungen unter sich und mit den Nachbarzellen werden solide Hornblättchen vorgetäuscht, die dicht aneinander grenzen, so daſs Interzellularräume und Oberflächenzähnchen kaum oder gar nicht mehr nachweisbar sind. Durch Einwirkung verdünnter Laugen erweisen sie sich aber ebenfalls als bläschenförmige Gebilde, deren Verhornung nur auf die Oberfläche beschränkt ist. Nach Maurer ist das event. Fehlen des Stratum granulosum und lucidum auf eine gewisse Periodizität der Epidermisregeneration zurückzuführen, da sich zeitweilig bei derselben Tierart die genannten Schichten gut entwickelt vorfinden.

Pigmentierung. Die Haut unserer Haustiere ist in den seltensten Fällen farblos (Albinos), meist, auch bei weiſs behaarten Tieren, ist sie grau, braun bis schwarz gefärbt. Dies ist auf Einlagerung eines körnigen oder diffusen braunen bis schwarzen Farbstoffes in und zwischen den Epithelzellen der Oberhaut, zum Teil auch in Bindegewebszellen des Coriums zurückzuführen. Den Hauptsitz der Pigmentierung bilden die Epithelzellen, und zwar die tiefsten Schichten des Stratum profundum s. plasmaticum. Die Zellen sind, ohne dadurch in ihrem sonstigen Bau beeinträchtigt zu werden, angefüllt mit runden bis stäbchenförmigen dunklen Körnern, den Melaninkörnern. Der Kern bleibt stets frei. Bei geringerer Pigmentierung, wie sie in der Regel die höheren Zellagen aufweisen, ist besonders die distale Seite des Kernes mit Melaninkörnern umlagert. Ferner findet sich in den höheren Zellschichten neben einzelnen Körnern oft eine diffuse Färbung des Zelleibes. Diese kann bei schwarzpigmentierter Haut bis in das Stratum corneum zu verfolgen sein. Meist ist dasselbe aber pigmentfrei. Das Pigment schwindet also in den Zellen mit deren fortschreitender Verhornung. Die Ursache dieser Erscheinung ist noch nicht aufgeklärt. Die Haut stellt somit ein pigmentzerstörendes Organ dar.

Neben dem intrazellulären Pigment, oder dieses ersetzend, findet sich vereinzelt, z. B. im Analintegument, bei manchen Tieren (Affen) in groſser Ausdehnung, Pigment in verzweigten Gebilden zwischen den Zellen des Stratum profundum s. plasmaticum. Ob dieselben eigentümlich geformte Epithelzellen (Rabl) darstellen oder Bindegewebszellen — Melanoblasten, Chromatophoren —, die aus dem Corium eingewandert sind (Bonnet), oder endlich überhaupt keine Zellen, sondern nur mit Melaninkörnern gefüllte Interzellularräume (Adachi) sind, ist zurzeit noch unentschieden.

An verschiedenen Körperstellen, den Ohren, Lidern, Nasenflügeln, Scrotum, Praeputium, Vulva, Anus, ist auch das Corium pigmentiert, und zwar sind es hier verästelte, mit Pigmentkörnern erfüllte Bindegewebszellen, welche entweder gleichmäfsig zerstreut oder in Gruppen um Schweifsdrüsen und Haarbälge sich vorfinden.

Die Pigmentgranula bestehen nach Reinke aus einer eiweifsähnlichen Substanz und sind ganz oder teilweise von einem schwarzen Farbstoff imprägniert. Dieser kann durch Wasserstoffsuperoxyd den Körnern entzogen werden, worauf letztere durch Safranin färbbar sind.

Über die Frage nach der Abstammung des Pigmentes gibt uns Rosenstadt in einer eingehenden Arbeit Aufschlufs. Danach lassen Nothnagel, Riel, Ehrmann, Oppenheimer, Sieber u. a. das Pigment aus dem Blutfarbstoff hervorgehen, hämatogenes Pigment, meist unter Hinweis auf die pigmentierte Umgebung der Blutgefäfse bei niederen Wirbeltieren, zum Teil neben Pigmentbildung in den Zellen selbst, autochthone Pigmentbildung. Für andere existiert nur letzterer Bildungsmodus. Auf Grund chemischer Reaktionen sucht Rosenstadt die Verschiedenheit des eigentlichen Pigmentes und des ähnlich aussehenden, nachweislich hämatogenen Pigmentes zu beweisen. — Es fragt sich ferner, ob nur Bindegewebszellen die Fähigkeit besitzen, Pigment zu bilden, um es dann den Epithelzellen zu übermitteln, oder ob letzteren die gleiche Eigenschaft zukommt und eventuell ein Übertritt des Pigmentes aus dem Corium in die Epidermis überhaupt nicht stattfindet. Zahlreiche Untersuchungen, besonders Schwalbes am Hermelin, sprechen dafür, dafs Epidermiszellen ebenso wie Bindegewebszellen Pigment selbständig bilden können. Schwalbe, Post, Rabl u. a. sprechen sich entschieden gegen eine Übertragung des Pigmentes aus dem Corium in die Epidermis aus. Nach Schwalbe kann eine vollkommene Pigmentfreiheit der Epidermis neben Pigmentierung des Coriums und umgekehrt vorkommen. Rosenstadt zieht aus der Literatur und seinen eigenen Untersuchungen folgendes Fazit:

Bei wirbellosen Tieren sind die Epithelzellen stets unpigmentiert. Verästelte bindegewebige Pigmentzellen zwischen den Epidermiszellen bedingen die Pigmentierung.

Bei niederen Wirbeltieren wird das Pigment durch Melanoblasten in die Epidermiszellen getragen. Bei den höheren Wirbeltieren bilden die Epidermiszellen selbständig Pigment, trotzdem ist aber die Einfuhr von Pigment durch Pigmentzellen des Coriums nicht vollständig ausgeschlossen.

Dafs das Pigment mit der Ernährung des Epithels zusammenhänge (Aeby, Karg), ist nicht anzunehmen. Die Pigmentierung stellt vielmehr eine Schutzeinrichtung und eine Stoffwechselregulation dar.

Vollständig unaufgeklärt ist zurzeit noch der Schwund des Pigmentes in den höheren Epidermislagen.

Die Haare.

Haare, Pili, sind fadenförmige Epidermisbildungen, die nahezu die ganze Oberfläche des Körpers der Säugetiere bedecken und bei den verschiedenen Säugetieren sowie an den verschiedenen Körperregionen desselben Tieres einen im wesentlichen gleichartigen Bau und gleichartige Beziehungen zur nächsten Umgebung aufweisen.



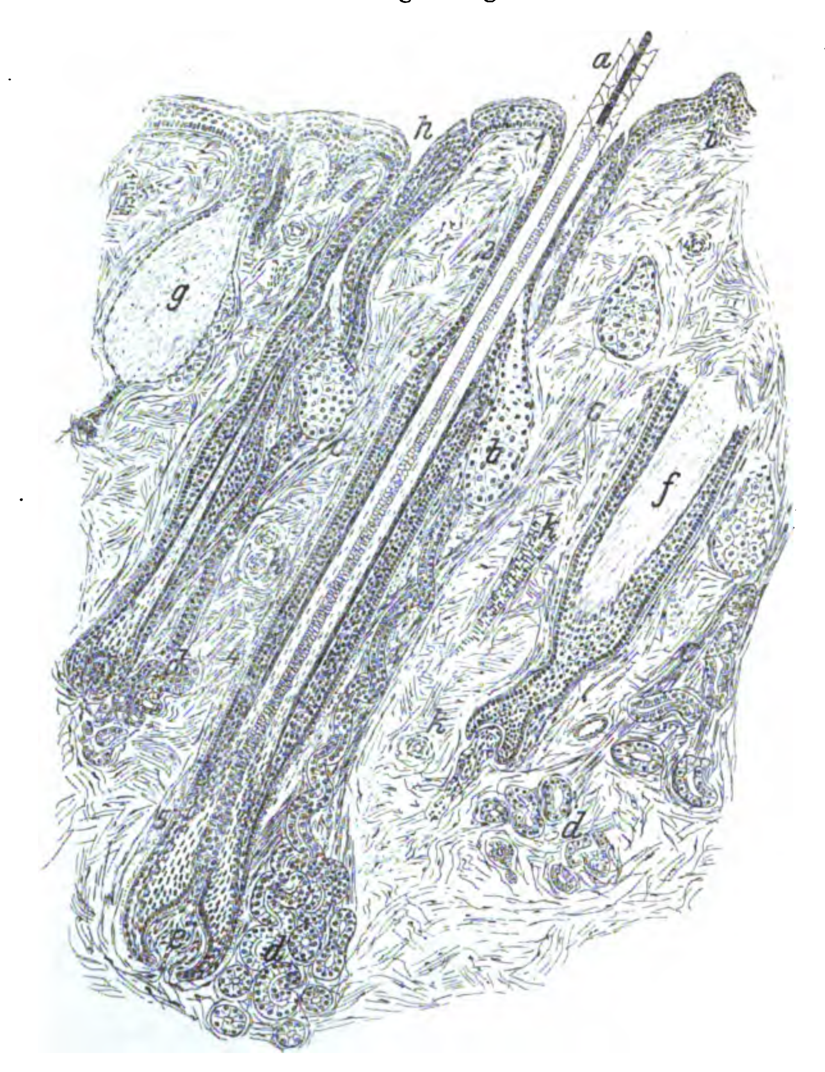


Fig. 137. Senkrechter Schnitt durch die Stirnhaut eines zehnjährigen Schimmels. Die Ziffern 1—5 neben dem Haarbalg *a* geben die Querschnittsebenen der Querschnitte 1—5 Fig. 138 an.

a Schaft eines ausgebildeten, aber noch wachsenden Haares; das Mark erscheint wegen des Luftgehaltes schwarz; die Cuticulazellen sind sichtbar. Die trichterförmige Balgmündung, in welche sich die Epidermis mit ihrem Stratum corneum einsenkt, nimmt rechterseits den Schweifsdrüsengang auf. Den Querschnitt dieser Region zeigt *1* Fig. 138. Bis unter die Mündung der Talgdrüse *b* besitzt der hier sehr enge Haarbalg ein zwei- bis dreischichtiges, oberflächlich verhorntes Epithel, dem das Haar direkt anliegt. Querschnitt *2* Fig. 138 dieses Abschnittes trifft auch den Schweifsdrüsengang, aber nicht mehr die Talgdrüsenmündung. Unter der Talgdrüsenmündung (*3*) und Querschnitt *3* Fig. 138 (und *6* ein Flaumhaar betreffend) erweitert sich der Haarbalg. Die äufsere Wurzelscheide weist eine breite Verhornungszone auf mit darunterliegendem Strat. granulos., die innere Wurzelscheide (Haarscheide Stickers) zersplittert in ihre zelligen Elemente. Im Querschnitt sind zwei Talgdrüsenabschnitte getroffen, deren konvexen Rändern Muskelquerschnitte anliegen (*c* Fig. 137). — In der Mitte des Haarbalges ist die äufsere

Wurzelscheide aus vier bis fünf Zellagen aufgebaut vom Charakter des Strat. spinos., ohne Keratohyalin mit Wachstumsrichtung gegen die Verhornungszone. Vergl. *4* Fig. 138. Die innere Wurzelscheide ist dunkel schraffiert, in Fig. 138, *4* umgibt sie den Haarquerschnitt als schwarzen Ring. Im unteren Viertel der Haarwurzel findet sich die Verhornungszone der Haarzellen. Intens. Färbbarkeit durch Eosin und Hämatoxylin. Kerne stäbchenförmig. Ein Querschnitt über der Papille *5* Fig. 138 zeigt in der Umgebung des Markes die dunklen Querschnitte der stäbchenf. Haarzellkerne, darauf folgt in je einschichtiger Zellage die Zone der Haarcuticula, der Scheidencuticula, der Huxleyschen Schicht, der Henleschen Schicht und endlich der äufseren Wurzel-

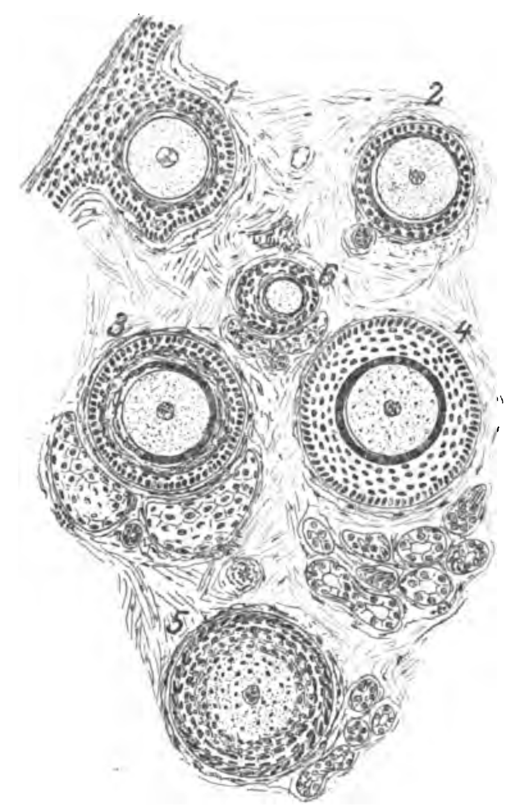


Fig. 138. Schnitt senkrecht zu den Haarwurzeln, aber schräg zur Oberfläche der Stirnhaut. Die Haarwurzeln sind in verschiedenen Tiefen getroffen.

scheide. Ebenso sind diese Schichten seitlich von der Papille im Längsschnitt Fig. 137 sichtbar. Fig. 137 *d* aufgeknäuelte Sekretgänge der Schweifsdrüsen. Die Schrägschnitte der Tubuli zeigen oft die Muskelkerne sehr deutlich. In Fig. 138 liegen Querschnitte von Sekrettubuli neben *4* und *5*. — *e* Papille, *f* ein Kolbenhaar. Die zurückgebildete Papille läuft nach abwärts in den bindegewebigen Haarstengel aus. Der Haarbalg ist unter der Vollwurzel stark verengt. *g* Ektatischer Haarbalg, angefüllt mit Hauttalg und Epithelzellen. Die Papille ist stark zurückgebildet. *h* Mündung eines Haarbalges, in welchem sich ein Scheidenhaar befindet. Die Papille hat ihre volle Ausbildung noch nicht erreicht. Die Spitze des Haares ist noch von der inneren Wurzelscheide umschlossen. Über derselben ist ein deutlicher Haarkanal. Talg- und Schweifsdrüse verhalten sich wie bei Haar *a*. Unter der Talgdrüse findet sich eine wohl als Wulst anzusprechende Balgerweiterung, die beim Haarwechsel die Vollwurzel des ausfallenden Haares aufnimmt. *i* eine Coriumpapille. *k* Arterien.

Der freie, aus der Haut hervorragende Teil des Haares wird Schaft, Scapus, genannt. Derselbe ist stielrund oder kantig, gerade oder wellig verlaufend. Er endigt am ungeschnittenen Haar mit einer feinen Spitze. Der in der Haut verborgene Teil heifst Wurzel, Radix. Sie endet mit einer den Schaft 1 1/2—3 mal an Dicke übertreffenden knopfartigen Anschwellung, der Haarzwiebel, Bulbus pili*). (Fig. 137.)

Wurzel wie Schaft lassen ein, aus platten Zellen gebildetes Oberhäutchen, Cuticula, Epidermicula, ferner eine die Festigkeit des Haares bedingende Rindenschicht und ein aus blasigen Zellen bestehendes Mark unterscheiden. Eine aus mehreren Zellagen bestehende Scheide umschliefst die Haarwurzel.

Die zur Aufnahme der Haarwurzeln dienenden Hauteinsenkungen heifsen Haartaschen oder Haarbälge. Sie stellen schrägverlaufende Einstülpungen der oberflächlichen Coriumschicht und des Epithels dar, an denen man eine erweiterte Mündung, zugleich Mündung einer oder mehrerer Talgdrüsen und meist einer Schweifsdrüse, den Haarbalgtrichter, ferner den etwas verengten Hals und den blindsackförmigen Grund unterscheiden kann. Im unteren Drittel zeigen manche Haarbälge, der Ansatzstelle eines glatten Muskels, des Arrector pili entsprechend, eine seichte Ausbuchtung, die als Wulst oder Beet bezeichnet wird. Über dem Grunde ist oft eine schwache Einengung bemerkbar. An der tiefsten Stelle befindet sich eine bindegewebige Coriumpapille, die Haarpapille, Papilla pili, welcher der Bulbus pili hutförmig aufsitzt.

Haarbalg. An den gewöhnlichen, asinösen Haarbälgen unterscheidet man a) eine äufsere Balglage aus längsverlaufenden Bindegewebsfibrillen bestehend, untermischt mit zarten elastischen Fasern; sie geht ohne scharfe Grenze in das umliegende Bindegewebe über; b) eine innere Balglage, Ringfaserhaut Köllikers, aus dicht gefügten zirkulär verlaufenden Fibrillen bestehend mit länglichen Kernen — nach Bonnet glatten Muskelzellen angehörend — diese Schicht reicht nur bis zum Hals des Haarbalges; c) die Glashaut, Membrana propria, M. limitans — eine homogene Schicht, als Fortsetzung der Grenzmembran des Coriums, welche sie aber, besonders in der Mitte des Balges, an Dicke übertrifft (2—5 μ). Ihre Dicke steht zur Gröfse des Haarbalges in einem geraden Verhältnis. Die äufsere Fläche der Glashaut ist glatt (Ksjünin), während ihre innere (nach Behandlung mit verdünnten Säuren) leistenförmige Züge aufweist, die zwischen die Zellen der Haarbalgepidermis eingreifen. Unter der Talgdrüsenmündung ist sie häufig in Querfalten gelegt. Nach Stöhr besteht sie aus zwei Schichten, die er als äufsere und innere Glashaut bezeichnet. Erstere tritt bei der Haarbalgbildung schon frühzeitig auf und entsteht aus parallel- und längsverlaufenden Bindegewebsfasern, die sich zu einer homogenen Membran dicht zusammenschliefsen. Sie färbt sich mit van Giesons Mischung leuchtendrot. Die innere Glashaut, erst vor dem Durchbruch des Scheidenhaares auftretend, ist sehr zart und stellt ein Ausscheidungsprodukt des Epithels dar. Sie färbt sich mit Eisenhämatoxylin schwarzblau. In beiden Schichten sind Poren nachweisbar.

*) In manchen Arbeiten (Jefs) wird die Zwiebel als Wurzel bezeichnet und die Wurzel zum Schaft gerechnet.



Die von Kölliker entdeckte Glashaut wurde bereits von Unna, Bonnet, Mertsching, Spuler als zweischichtig beschrieben. Die Abstammung beider Schichten wurde aber erst in neuester Zeit von Stöhr klargelegt und durch Tinktion bewiesen.

Der wichtigste Teil des Haarbalges ist d) die Haarpapille, Papilla pili. Sie befindet sich am Grund des Haarbalges und kann als versenkte Coriumpapille aufgefafst werden. Die Fleischfresser besitzen meist kegelförmige oder spindelförmig ausgezogene Papillen, während die der Pflanzenfresser mehr abgerundet oder schwammförmig abgeplattet und gestielt erscheinen. Die Oberfläche der Haarpapille ist glatt und stets von der verdünnten Fortsetzung der Glashaut überzogen. Sie trägt das Keimlager der haarbildenden Epidermis.

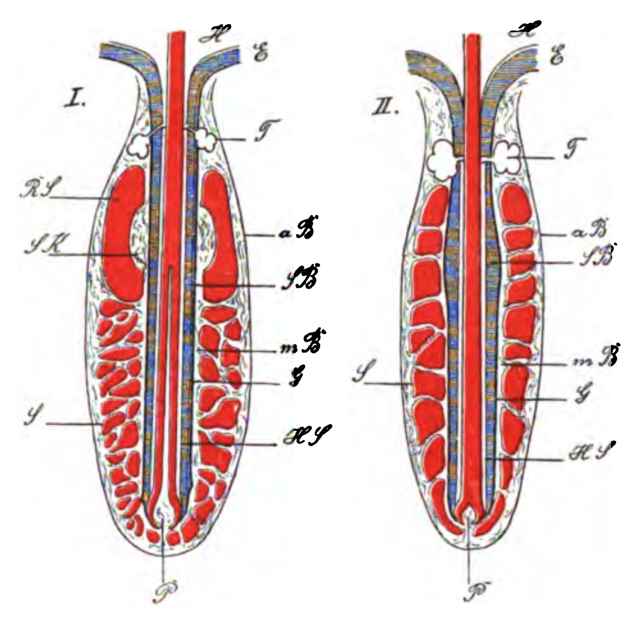


Fig. 139. Sinushaltige Haarbälge im Längsschnitt, halb schematisch. Vergr. ca. 150. *I.* von der Katze, — *II.* vom Pferde. (Bonnet.)
H = Haar, *E* = Epidermis, *aB* = äufsere Balglage, *mB* = innere Balglage, *S* = der zwischen beiden befindliche Blutsinus bei *I* in einem oberen balkenlosen Ringsinus differenziert, in welchem das *SK* = Sinuskissen hängt, *P* = Papille, *G* = Glashaut des Balges, *SB* = Stachelschicht des Balges, *HS* = Haarwurzelscheide, *T* = Talgdrüsen.

Der Körper der Papille besteht aus lockerem kernreichem Bindegewebe mit vorwiegend zirkulärer Faserrichtung. Eine meist kompliziert verlaufende Kapillarschlinge findet sich im Innern, jedoch keine Nervenendigungen. Daraus ergibt sich die ausschliefslich ernährende Bedeutung der Papille für das wachsende Haar.

Während an feinen Deckhaaren und Wollhaaren die oben beschriebenen bindegewebigen Balglagen nur aus spärlichen Faserzweigen bestehen, zeigen die Haarbälge der am Kopf unserer Haustiere sich vorfindenden Tasthaare eine auffallend starke Entwicklung ihres bindegewebigen Teiles mit schwellkörperähnlichen Einrichtungen, denen sie den Namen sinöse Haarbälge verdanken.

Sie sind sehr grofs, reichen bis in die Subcutis und zeigen die Form eines Ameiseneies. Ihre Gröfse steht in einem geraden Verhältnisse zur

Gröfse des Haares. Die Raubtiere und Nager besitzen verhältnismäfsig gröfsere Sinusbälge als die Huftiere. Sie sind ausgezeichnet durch einen mehr oder weniger entwickelten Blutsinus, aus stark erweiterten Kapillaren hervorgegangen, der sich zwischen der äufseren und inneren bindegewebigen Balglage befindet. Die äufsere Balglage besteht aus derben Bindegewebszügen, die sich am Hals des Haarbalges — das Dach des Blutsinus bildend — auf die innere Balglage umschlagen, am Grund des Balges den Stiel der Papille bilden und ebenfalls in die innere Balglage übergehen. Diese zeigt bis zur Mitte des Balges den gleichen Bau, nach aufwärts wird sie kernreicher und beherbergt glatte Muskulatur. Beide Lagen sind durch zahlreiche bindegewebige Balken miteinander verbunden, welche jedoch bei Fleischfressern und Nagern in der oberen Hälfte fehlen, so dafs hier ein glattwandiger Ringsinus auftritt (Bonnet).

Eine nach Tierart in Form und Aufbau wechselnde wulstartige Verdickung der inneren Balglage im Bereich des Ringsinus wird als Sinuskissen bezeichnet (Martin).

Der epitheliale Teil des Haarbalges stellt eine direkte Fortsetzung der Oberflächenepidermis dar, deren Stratum basale am Grunde des Haarbalges auch über den Hals der Papille auf deren Oberfläche sich fortsetzt, hier das Keimlager (Matrix) des Haares und seiner Scheide bildend. Soweit jedoch die Epidermiseinstülpung der Wandung des Haarbalges anliegt, rechnet sie zu diesem und wird als Balgepithel oder äufsere Wurzelscheide bezeichnet. Das Stratum basale ist mit der Glashaut dank deren feinen Längs- und Querleisten innig verbunden. Die Zellen dieser Schicht sind zylindrisch oder mehr kubisch*), besitzen im ersteren Falle einen ovalen Kern und sind mit ihrer Längsachse nach einwärts und etwas nach aufwärts gerichtet. Das Strat. germin. vom Grund des Haarbalges bis nicht ganz zur Drüsenmündung besteht aus polyedrischen Zellen, die wenig oder gar keine Abplattung erkennen lassen (Stöhr). Die Interzellularräume sind nach Brunn sehr weit und die Interzellularbrücken deutlich ausgeprägt. Letztere verbinden nach Stöhr die innerste Zellage mit den Zellen der inneren Wurzelscheide**). Die Wachstumsrichtung der Zellen der äufseren Wurzelscheide ist demnach keine radiäre (von aufsen nach innen), sie ist vielmehr schräg nach aufwärts gerichtet. Damit stimmt vollständig überein, dafs Stratum granulosum und corneum des proximalen Abschnittes der äufseren Wurzelscheide auf eine schmale Zone unter der Talgdrüsenmündung zusammengedrängt sind***) (Fig. 137, 3). Von hier bis zur Mündung bildet das Balgepithel eine dünne Schicht kubischer, meist pigmentierter bezw. abgeplatteter und verhornter Zellen. Ebenso nimmt in der Umgebung der Haarzwiebel die Dicke der äufseren Wurzelscheide bedeutend ab, und schliefslich besteht dieselbe nur mehr

*) Nach Brunn ist die Zellform des Strat. basale nicht zylindrisch, wie dies auf Längsschnitten durch die Mitte des Haarbalges zu sein scheint, die Zellen sind vielmehr stark in die Breite gezogen und dadurch zirkulären glatten Muskelfasern von geringer Länge vergleichbar.

**) Brunn macht bereits im Jahre 1895 darauf aufmerksam, dafs zwischen der innersten Zellage der äufseren Wurzelscheide und der inneren Wurzelscheide ein inniger Zusammenhang besteht. Stöhr wies diesen Zusammenhang (1903) durch Tinktion der Verbindungsfasern nach Kromayer nach.

***) Die Zone dürfte als das distale Ende der äufseren Wurzelscheide zu bezeichnen sein.



aus dachziegelig zueinander verschobenen Zylinderzellen, die am Papillenhals zum Keimlager der Haarscheide oder inneren Wurzelscheide, Vagina pili, werden.

Dieselbe stellt eine dünne verhornte Scheide dar, welche die Haarwurzel vom Papillenhals bis unter die Talgdrüsenmündung umschliefst und sich also als Hohlzylinder zwischen Haarwurzel und äufsere Wurzelscheide einschiebt. Sie entwickelt sich wie das Haar in distaler Richtung. Seitlich von der Papille wird die Haarscheide aus einer mehrzelligen Schicht rundlicher oder spindelförmiger, durchweg kernhaltiger Zellen gebildet, welche sich vom Papillenäquator ab in drei Lagen differenzieren. a) Die Henlesche Schicht liegt aufsen, besteht aus platten, polygonalen, gestreckten Zellen mit schmalen Kernen. Noch im Bereich der Papille läfst sich in diesen Zellen Keratohyalin in Form feinster Körner nachweisen, welche in den nächsten Zellen zu Stäbchen verbunden sind, die in den folgenden Zellen zu einer gleichmäfsig sich färbenden Masse zerfliefsen. Dabei bildet sich der Kern vollständig zurück. Der Verhornungsprozefs spielt sich in wenigen hintereinander gelegenen Zellen ab und reicht nicht weit über das Niveau der Papille nach aufwärts. Die verhornten kernlosen Zellen lassen zwischen sich Lücken frei, in welche Protoplasmafortsätze der nächsten Zellschicht hineinragen (Bonnet, v. Brunn). b) Die Huxleysche Schicht besteht aus länglich polygonalen Zellen mit ovalen Kernen in ein bis drei Querlagen, die sowohl unter sich sowie mit den Zellen der Henleschen Schicht durch Fortsätze verzahnt sind. Die Keratohyalinbildung tritt um einige Zellreihen später auf als in der Henleschen Schicht und erstreckt sich auf eine ca. sechsmal längere Zellreihe; ebenso ist die Eleidinzone sehr ausgedehnt. Die Kerne werden rudimentär, lassen sich aber bis an das Ende der Haarscheide nachweisen (Brunn). c) Die Cuticula der Haarscheide besteht aus platten, dachziegelig sich deckenden Zellen mit nach abwärts vorspringenden freien Rändern. Die hellen rundlichen Kerne sind etwas über das Niveau der Papillenspitze hinaus deutlich sichtbar. Ihnen liegt nach einwärts eine Reihe ähnlicher chromatinarmer, aber kleinerer Kerne an, die Kerne der Haarcuticula. Die Verhornung beider Cuticulae verhält sich ähnlich wie die des Haares. Körniges Keratohyalin ist nicht zu beobachten, wohl aber eine mit Eosin sich intensiv färbende Zone, in welcher

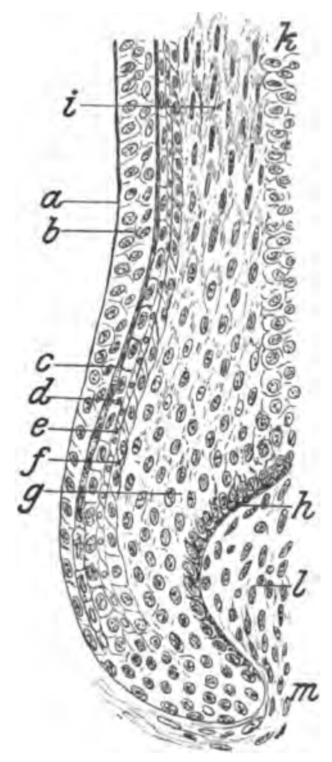


Fig. 140. Längsschnitt durch die Zwiebel eines Sinushaares eines 66 cm langen Pferdefötus. *a*) Glashaut, *b*) äufsere Wurzelscheide, *c*) Henlesche Lage der inneren Wurzelscheide (in Verhornung begriffen), *d*) Huxleysche Lage, *e*) Cuticula der inneren Wurzelscheide, *f*) Haarcuticulazellen, *g*) Zellen der Haarrinde, *h*) deren Stratum basale mit interzellulärem Pigment, *i*) Verhornungszone der Haarzellen, *k*) Zellen des Markstranges, *l*) Papille, *m*) Papillenhals.

Stöhr das Keratohyalin in diffuser Verteilung in den Zellen annimmt. Atrophische Kerne lassen sich wie in der Henleschen Schicht bis zum distalen Ende der Haarscheide durch geeignete Färbung nachweisen (Brunn). Rabl wies die Übereinstimmung der Strukturverhältnisse der Scheidenzellen mit den Oberflächenepithelien nach. Sie zeigen wie diese fibrillären Bau und lassen eine unverhornte, zentrale Zone erkennen. Sie stehen hinsichtlich des Grades der Verhornung zwischen Epidermis und Haar.

Unter der Talgdrüsenmündung löst sich die Haarscheide, die bis dahin das Haar eng umschliefst, in ihre zelligen Elemente auf, die sich dem Drüsensekret beimischen. Beim Ausziehen der Haare bleibt die Scheide mit dem Haar im Zusammenhang.

Das Haar, aus den die Papille überziehenden zylindrischen Epithelzellen hervorgehend, ist samt seiner Scheide als suprapapilläre Epidermis

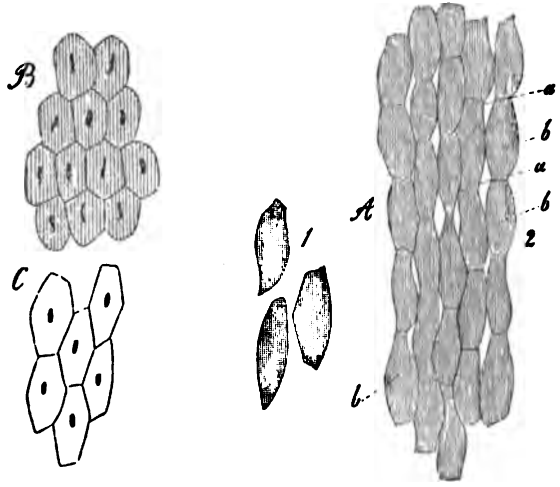


Fig. 141. Zellen der Haarwurzelscheide. Vergr. 350. (Bonnet.)
A aus der äufseren (Henleschen) Schicht. 1 = isolierte Zellen derselben, 2 = zusammenhängende Zellen aus dem obersten Teile der Haarwurzelscheide mit Natron behandelt. a = Öffnungen zwischen den Zellen, b = die Zellen selbst. B Zellen der inneren (Huxleyschen) Schicht mit länglichen, leicht zackigen Kernen. C kernhaltige Zellen aus dem unteren einschichtigen Teile dieser Schicht.

zu bezeichnen (Bonnet). Über den basalen Zylinderzellen macht sich bereits die Differenzierung der Zellen für Oberhaut, Rinde und Mark bemerkbar.

Die Oberhautzellen, vom Hals der Papille stammend, wo sie an die Keimzellen der Haarscheide grenzen, stellen anfänglich horizontal gelagerte Zylinderzellen dar mit kleinem, kugeligen Kern und glashellem Protoplasma. Über dem Papillenäquator nehmen sie eine Schräglage nach oben und aufsen an, wobei sie sich gegenseitig mit distal freien Rändern dachziegelartig decken. Sie verhornen sehr rasch und vollständig, so dafs schon im unteren Drittel des Follikels kein Kern mehr nachweisbar ist. Zum Oberhäutchen rechnet nach Maurer ferner eine Schicht kleiner runder Zellen, die sich noch innerhalb der Haarscheide auflöst und abgestofsen wird. Bei Flächenbetrachtung des Haares erscheinen die Umrisse der Cuticulazellen als ein System feiner, dunkler

Linien, die in Schraubentouren das Haar umziehen. Die vorspringenden freien Ränder der Zellen verleihen den Haarkonturen ein sägeähnliches Aussehen.

Da die Cuticulazellen der Haarscheide eine gleiche Anordnung, aber entgegengesetzte Richtung der freien Zellränder besitzen, so greifen die Zellen der beiden Oberhäutchen sperrzahnartig ineinander.

Haarrinde. Die an der Seitenfläche der Papille von den basalen Zylinderzellen erzeugten Zellen sind anfangs länglichrund, werden aber noch im Bulbus pili spindelförmig und verlängern sich alsbald bedeutend in senkrechter Richtung. Ebenso werden die anfangs runden Kerne bald stäbchenförmig. Die Zellen zeigen den Charakter der Stachelzellen und lassen einen fibrillären Bau deutlich erkennen. Durch Kommissurfäden — Interzellularbrücken — sind sie in der Längsrichtung viel inniger miteinander verbunden als der Quere nach, weshalb das Haar dem Spalten viel weniger Widerstand entgegensetzt als dem Abreifsen. Bei der Verhornung, welche sehr bald eintritt und den ganzen, ein Fibrillenbündel darstellenden Zelleib betrifft, treten keine Keratohyalingranula auf — wohl wegen der Spärlichkeit der Interfibrillarsubstanz. Die am Kern sich abspielenden Vorgänge bezeichnet Rabl als Chromatophthise und beschreibt sie folgendermafsen: Die Kerne werden gleich den Zellen schmal und lang. Das Chromatin fliefst zu kleinen Kugeln zusammen, welche schliefslich konfluieren, ohne ihre Affinität zu Farbstoffen zu verlieren. Es sind deshalb die atrophischen Kerne im Bereich der Wurzel und noch darüber hinaus als homogene, färbbare Streifen nachweisbar.



Fig. 142. Flächenansicht eines Wollhaares vom Schafe mit den Linien der Cuticula. Vergr. 280. (Bonnet.)

Die mehr oder weniger stark gefärbte, oft dunkel punktierte längsgestrichelte Rindensubstanz des Haarschaftes läfst sich durch Einwirkung warmer, verdünnter Schwefelsäure in die sie aufbauenden Faserzellen von ca. 60 μ Länge und 5—10 μ Breite zerlegen (Hornfibrillen, Waldeyer; Hornfäden, C. Krause), die unebene Ränder und Flächen zeigen, einen schmalen dunklen Streifen als Kernrest, ferner dunkle Punkte, die sich zum Teil als körniger Farbstoff, zum Teil als eingeschlossene Luft erweisen (Kölliker).

Das Haarmark, Substantia medullaris, stellt einen in der Achse des Haares gelegenen, von der Zwiebel bis nahe an die Spitze reichenden, scharfbegrenzten Zellstrang dar. Wird derselbe nur aus einer Reihe übereinanderliegender Zellen gebildet, so spricht man von einzeiligem, wird er von mehreren neben- und übereinanderliegenden Zellen gebildet, von mehrzeiligem Marke. Die Markzellen werden über der Papillenspitze proliferiert und unterscheiden sich von Anfang an durch ihre Gröfse, ihre abgerundet vier- oder vieleckige Gestalt und ihre Querstellung zur

*) Über die Längs- und Querstellung der Rinden- und Markelemente als Folge rein mechanischer Ursachen, vid. Ebner, Sitzungs-Ber. d. k. k. Akademie d. Wiss. in Wien, 1876.

Längsachse des Haares von dessen Rindenzellen. Über der Papille enthalten die Zellen neben einem quergestellten Kern querovale Gebilde, die sich bei Tinktion als Keratohyalin erweisen. Aufserdem ist hin und wieder Pigment vorhanden. Gegen die Mündung des Haarbalges zu sind die geschrumpften Kerne kaum mehr nachweisbar. Die verhornten und eingetrockneten Zellen zerreifsen, treten dadurch miteinander in Verbindung und nehmen Luft in ihr Inneres auf (Kölliker). (Nach Waldeyer u. a. soll sich Luft nur zwischen den vertrockneten Markzellen vorfinden.) Das Schaftmark ist stets lufthaltig, während das Wurzelmark gröfstenteils luftleer ist.

Die kräftigen Langhaare und viele starke Deckhaare, ferner die meisten Wollhaare der Schafe, die Lanugo (Flaumhaare) der Föten und der gröfste Teil der Unterhaare erwachsener Tiere und der der Beihaare sind ganz marklos oder zeigen nur einzelne Markinseln. Gegen die Spitze der markhaltigen Haare wird das Mark stets schmäler, um schliefslich mit einer oft unterbrochenen Zellreihe zu enden. Längere Zeit vor dem Haarausfall wird ebenfalls kein Mark mehr gebildet. Wurzel und ein kleiner Teil des Schaftes der Beethaare sind marklos.

Die feinere Struktur des Haarmarkes zeigt bei manchen Tierarten charakteristische Eigentümlichkeiten. Das Dickenverhältnis des Markes zur Rinde ist ein sehr wechselndes. Je stärker das Mark entwickelt ist, um so brüchiger ist das Haar (Rehhaar); dagegen sind Haare mit dicker Rindensubstanz und spärlichem Mark sehr widerstandsfähig, dehnbar und elastisch (Rofshaar).

Als Haarfarben sind zu nennen: weifs, gelb, rot, braun, schwarz mit einer unbegrenzten Zahl von Nuancierungen. Die rein weifsen Haare sind pigmentfrei. Die hellfarbigen Haare enthalten vorzugsweise gelöstes Pigment in den Rindenzellen. Bei der dunklen Färbung spielt das körnige Pigment der Rindenzellen die Hauptrolle. Schon bei mäfsiger Pigmentierung sind die basalen Zylinderzellen und die darauffolgenden Rundzellen der Haarzwiebel mit Melaninkörnern angefüllt. Kölliker beschreibt in der Haarzwiebel neben den Epithelzellen sternförmige, pigmentierte Bindegewebszellen, die von Seite der Haarpapille in die Haarzwiebel eingewandert seien, zum Zweck der Übertragung des Pigments aus dem Bindegewebe in die Epithelzellen. Die Papille pigmentierter Haarzwiebeln ist meist reich an sternförmigen Pigmentzellen. Dagegen fand Stöhr das Pigment zuerst an den Basen der zylindrischen Haarmatrixzellen und zwischen diesen Zellen auftretend. In den folgenden Zellen findet es sich auch intrazellulär in feinkörniger Form, während die Papille noch vollständig pigmentfrei ist. Dies spricht entschieden gegen die vorerwähnte Übertragungstheorie.

Das stets nur spärliche Markpigment ist von geringem Einflufs auf die Haarfarbe. Dagegen ist der Luftgehalt der Haare besonders beim Ergrauen derselben und die Beschaffenheit der Cuticula bezüglich des Glanzes der Haare von Bedeutung.

Haararten. Nach Gröfse, Form und Körperregion unterscheidet man Langhaare (Mähne, Schopf, Schweif, Kötenschopf), Deckhaare, die Hauptmasse der Behaarung bildend, Flaumhaare (Lanugo), bei einzelnen Arten zwischen den Deckhaaren gelagert, Tasthaare, an den Lippen, um die Augen, an Wange und Kehlgang, Borsten-

haare, an den Lippen, am Naseneingang (Vibrissae), an der inneren Ohrmuschelfläche, am Lidrand (Cilia).

Nur an wenigen Körperstellen stehen die Haare senkrecht zur Körperoberfläche. Die geneigte Einpflanzung gilt als Regel *).

Bei einigen Tierarten (Pferd, Rind) scheinen die Deckhaare gleichmäfsig disseminiert zu sein; bei anderen (Schwein) sind sie nicht nur während der Anlage, sondern auch im ausgebildeten Zustand deutlich in Gruppen gestellt. Nach de Meijere scheint die Dreihaargruppe in phylogenetischer Beziehung das Primitive zu sein. Das „Mittelhaar" ist stets kräftiger als die „Nebenhaare". Unter Haarbündel versteht man zahlreiche, aus einer gemeinsamen Balgmündung hervortretende Haare (Hund, Katze, Schaf). Die Bündelstellung geht aus der Gruppenstellung hervor, indem die Haarbälge der Haupthaare wie der Nebenhaare Seitensprossen bilden, so dafs in das distale Ende des Haarbalges eines „Stammhaares" die Bälge zahlreicher „Beihaare" einmünden. Es tritt also ein ganzer Haarbüschel aus einer Balgöffnung an die Oberfläche.

Drüsen der Haut.

Die Haut der Säugetiere ist von zahlreichen kleinen Drüsen durchsetzt (über 1000 auf 1 qcm). Dieselben zerfallen in zwei Gruppen, die sich in ihrer grofsen Masse morphologisch und physiologisch scharf voneinander unterscheiden und als alveoläre oder Talgdrüsen und tubulöse Knäuel- oder Schweifsdrüsen bezeichnet werden.

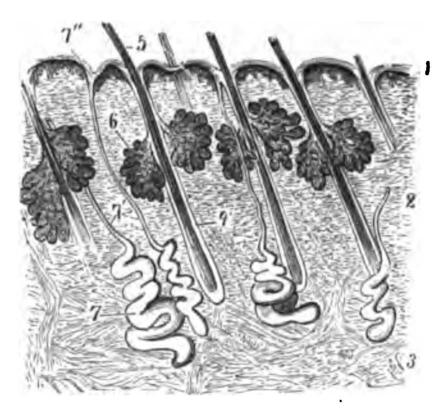


Fig 143. Integumentum commune. *1.* Epidermis und darunter undeutlicher Papillarkörper, *2.* Corium, *3.* Subcutis, *4.* Haarwurzel, *5.* Haar, *6.* Talgdrüsen, *7.* Schweifsdrüsen, *7'.* Drüsengang, *7''.* Schweifsporen. (Ellenberger.)

An verschiedenen Körperstellen und bei bestimmten Tierarten treten jedoch Modifikationen auf, für welche die übliche Einteilung nicht mehr zutreffend erscheint. Tubulöse Drüsen können an den Körperöffnungen Verästelungen mit Ausbuchtungen aufweisen und dadurch traubig erscheinen; alveoläre Drüsen können durch Längenwachstum tubulöse Form annehmen. Bei manchen Tieren liefern die Schweifsdrüsen nur fettes Sekret. Unna glaubt nachgewiesen zu haben, dafs alle Schweifsdrüsen zeitweilig fettes Sekret liefern. Jefs brachte deshalb für die tubulösen oder Schweifsdrüsen die Bezeichnung primäre, und für die alveolären oder Talgdrüsen die Bezeichnung sekundäre Hautdrüsen in Vorschlag. Die dieser Einteilung zugrunde liegende Voraussetzung, dafs sich die tubulösen Drüsen aus der Keimzellenschicht der Oberhaut, nicht der Haarbälge entwickelten, trifft für unsere Haustiere nach den neueren Untersuchungen nicht zu. Es wird deshalb in folgendem die bisherige Einteilung der Hautdrüsen in Talgdrüsen und Schweifsdrüsen beibehalten werden.

Die Talgdrüsen, Glandulae sebaceae (Fig. 137 u. 144), auch Haarbalgdrüsen genannt, liegen meist der oberen Hälfte und der nach abwärts gekehrten Fläche der Haarbälge an oder sie umgeben dieselben zu zweien oder mehreren rosettenartig. Ihre Ausführungsgänge münden unter der

*) Als Folge davon der „Haarstrich" und dessen Modifikationen: Ausstrahlungs- und Anziehungspunkte, konvergente und divergente Ströme, Sterne und Wirbel.

trichterförmigen Balgöffnung in den Haarbalg ein. Das Sekret der Talgdrüsen, der Hauttalg, Sebum cutaneum, hat die Aufgabe, Epidermis und Haar einzufetten, um sie gegen die Einwirkung der Feuchtigkeit widerstandsfähiger zu machen. Form und Gröſse der Drüsen zeigen je nach den Körperregionen, Dicke der Haut und Dichtigkeit der Behaarung groſse Schwankungen. Die einfachsten sind birnenförmig mit oder ohne alveoläre Ausbuchtungen; andere lassen einen weiten Ausführungsgang erkennen, an welchem die Alveoli gleich den Traubenbeeren am Stiel befestigt sind. Wieder andere sind keulenförmig in die Länge gezogen, so daſs für sie die Bezeichnung tubulös passender wäre. — Nach Bonnet steht die Gröſse der Talgdrüse in einem umgekehrten Verhältnisse zur Stärke des zugehörigen Haares *). Während die Drüsen der stärkeren Haare verhältnismäſsig klein sind, zeigen die der feinen Flaumhaare der äuſseren Genitalien, am äuſseren Ohr und an den Übergangsstellen zu den Schleimhäuten einen Umfang, der das Haar nur als Anhängsel der Drüsen erscheinen läſst. Tatsächlich steht hier das Haar im Dienste der Drüse, indem es durch seine passiven Bewegungen dem zähen Drüsensekret Abfluſs verschafft. Je dichter die Behaarung ist, um so länger und schmäler sind die zwischen den Haarbälgen gelegenen Drüsen, und um so spitzwinkeliger ist ihre Einmündung in den Haarbalg. An wenigen Körperstellen (am Lidrand die Meibomschen Drüsen, an der Eichel, am After) finden sich freie Talgdrüsen, die in keiner Beziehung zu Haarbälgen stehen. Frei von Talgdrüsen ist z. B. das Corium der festen Horngebilde, die Zitzen des Kuheuters, der Nasenspiegel des Hundes und der Katze. —

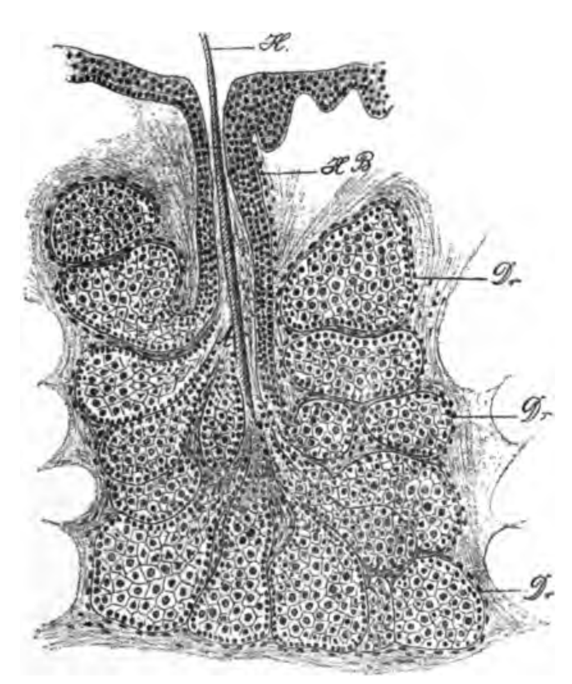


Fig. 144. Talgdrüse aus der Tränengrube des Schafes. Vergr. ca. 50.
H = Haar, *Dr* = Drüsenlappen, *A* = Ausführungsgang der Drüse in den Haarbalg *HB*. (Bonnet.)

Feinerer Bau. Die Talgdrüsen entstehen durch lokale Wucherung des Haarbalgepitheles, d. i. der äuſseren Wurzelscheide unter seitlicher Ausbuchtung der Balgwandung.

Ein Drüsenlumen bildet sich erst mit dem fettigen Zerfall der zentral

*) Die Richtigkeit dieses Satzes wird in neueren Arbeiten meist bestritten, so Hofmann: „Sehr dichter Haarwuchs bedingt das Verschwinden der Talgdrüsen. Daraus geht hervor, daſs der Satz von der umgekehrten Proportion der Stärke der Haare zu den dazu gehörigen Talgdrüsen ein falscher ist." Trotzdem dürfte dieser Satz für das einzelne Individuum im allgemeinen zu Recht bestehen.

gelegenen Zellen bis in das Lumen des Balges hinein. Die einzelnen Schichten des Haarbalges finden an der Talgdrüse ihre Fortsetzung. Die bindegewebigen Balglagen bilden eine ziemlich kernreiche Adventitia. Die Glashaut wird zur Basalmembran (Membrana propria) der Drüse, welcher eine ein- bis zweischichtige Lage kleiner kubischer Keimzellen anliegen als Fortsetzung der basalen Zylinderzellenschicht des Haarbalges.

Die aus der Vermehrung derselben hervorgehenden Drüsenzellen, dem Strat. spinosum des Haarbalges entsprechend, lassen gegen das Zentrum des Alveolus den fortschreitenden fettigen Zerfall bis zur vollständigen Auflösung des Zellcharakters deutlich verfolgen.

In den peripheren Zellen wiesen Rosenstadt und Tempel Keratohyalin und ein feines Netz einer hornähnlichen Substanz nach. Beide verschwinden aber bald mit dem Auftreten zahlreicher Fettropfen im Zellleib. Dabei vergröfsern sich die Zellen bedeutend und erscheinen auf Querschnitten als scharfbegrenzte Polygone. Die Kerne werden zackig, schrumpfen ein, um schliefslich ganz zu verschwinden. Die Fettropfen konfluieren und stellen nun den Hauttalg dar. Derselbe hat eine gelbweifse Farbe und bei Körperwärme eine halbflüssige Konsistenz. In die Ausführungsgänge der zusammengesetzt alveolären Talgdrüsen setzt sich das oberflächlich verhornte, in der Tiefe meist pigmentierte Epithel des Balgs bis zum Zusammentritt der Ausführungsgänge der einzelnen Drüsenläppchen fort. Die Ausführungsgänge kleiner Drüsen besitzen ein mehrschichtiges abgeflachtes Epithel, das sich in das Strat. spinosum des Balgepitheles verliert.

Die **Schweifsdrüsen** oder Knäueldrüsen (Glandulae sudoriparae oder Glandulae glomiformes) sind einfache röhrenförmige Drüsen, welche je nach Tierart, Körpergegend und Innervation ein wässeriges oder fettes Sekret liefern*).

Im Drüsensekret mancher Körperstellen sind Riechstoffe enthalten, welche im Geschlechtsverkehr der Säugetiere eine wichtige Rolle spielen. — Sie liegen in einem Niveau mit den Haarzwiebeln oder noch tiefer bis in der Subcutis. Weitaus die meisten Drüsen münden in einen Haarbalg dicht an der Oberfläche. Zu jedem Haarbalg (Haupthaar) gehört nur eine Schweifsdrüse.

An unbehaarten Stellen (Sohlen- und Zehenballen, Strahl, Muffel, Rüsselscheibe) münden die hier vorhandenen Drüsen mit gerade noch wahrnehmbaren Öffnungen (Poren) an die Oberfläche. In der Regel mündet jeder Knäuel mit einem eigenen Sekretionsgang: einfache Knäueldrüsen; selten vereinigen sich zwei oder mehrere Drüsenkörper zu einem Sekretgang: zusammengesetzte Knäueldrüsen (Bonnet).

Eine eigentliche Knäuelbildung des Drüsentubulus findet sich beim Pferd, Schwein und Hund, während beim Rind, beim Schaf und bei der Katze nur eine mehr oder weniger starke Schlängelung mit Erweiterung des blinden Endes des Drüsenschlauches wahrzunehmen ist. Die Weite

*) Nach Unna sondern alle Schweifsdrüsen Fett ab, was bereits Krause sen., Kölliker, Meifsner, Henle festgestellt haben. Das Fett findet sich in der Stachelzellschicht. Die scheinbar leeren Kernhöhlen der tiefen Lagen des Strat. corneum enthalten Fettropfen, nachweisbar durch Osmiumsäure. Nach Weidenreich wird aber die Schwärzung der Oberhaut nach Osmierung durch Pareleidin bedingt.

des Drüsenschlauches ist bei den verschiedenen Tierarten sehr verschieden. (Pferd ca. 60 μ, Schaf 150 μ). An den ventralen Kontaktflächen und in den als Schmiergruben bezeichneten Hauteinstülpungen verschiedener Tierarten erreichen die Knäueldrüsen ihre gröfste Ausbildung.

Die Form des Knäuels ist abhängig von der Dicke des Coriums, der Dichtheit der Behaarung und den Spannungsverhältnissen der Haut. Hund und Katze besitzen nur an einzelnen Körperstellen (Maul, After, Zehenballen) gut entwickelte Knäueldrüsen. Völlig fehlen sie an der Eichel, den Zitzen der Kuh und an der Haut zwischen den Klauen (Bonnet).

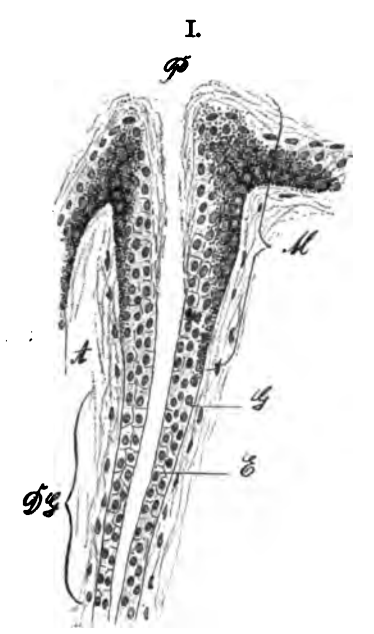
Feinerer Bau. An jeder Drüse ist der mehr oder weniger stark aufgeknäuelte Sekretionsgang und der mehr gerade verlaufende Ausführungsgang zu unterscheiden. Die Grundlage des gesamten Schlauches bildet eine Membrana propria oder Glashaut, die an der Mündung in die Glashaut der Cutis, beziehungsweise des Haarbalges übergeht. Kernhaltige Bindegewebszüge und elastische Fasern lagern ihr äufserlich als Adventitia auf. Die innere Oberfläche zeigt feine, in langgezogenen Spiralen verlaufende Längsleisten und ist, wie Kölliker zuerst nachwies, bedeckt von einer einschichtigen Lage glatter Muskelzellen, deren Verlauf dem der Längsleisten entspricht. In manchen Drüsen ist die Muskelschicht unterbrochen, resp. nur auf einen Teil des Umfanges beschränkt. Am besten ist sie gegen das blinde Ende des Schlauches entwickelt, gegen den Ausführungsgang zu verliert sie sich allmählich. Nach Bonnet ist die eigene Muskulatur der Drüse in ihrer Entwicklung unabhängig von der Gröfse der Drüse; sie ist um so stärker ausgebildet, je fetter und zähflüssiger das Drüsensekret ist und je weniger durch benachbarte, willkürliche Muskulatur oder Haarbalgdrüsenmuskeln die Sekretentleerung begünstigt wird. Den Muskelzellen sitzt das Epithel unmittelbar auf und zwar schicken die Epithelzellen an ihrer Basis kleine Zacken zwischen die Muskelzellen hinein. Wo die Muskulatur fehlt, grenzen die Epithelien an die Glashaut.

Das sezernierende Epithel des aufgeknäuelten Drüsenabschnittes besteht aus einem einschichtigen Belag kubischer oder zylindrischer Zellen mit runden oder ovoiden grundständigen Kernen. Der Zellinhalt ist fein gekörnt mit einer Andeutung von Längsstreifung. Gegen das Drüsenlumen, welches beim Pferd wie beim Menschen annähernd den dritten Teil des Schlauchquerschnittes beträgt, sind die Zellen mit einem deutlichen Cuticularsaum versehen. Diesem liegt nach Zimmermann ein stäbchenförmiges Centrosoma an. Zimmermann wies ferner zwischenzellige und binnenzellige Sekretkapillaren nach. Die Drüsenzellen des Pferdes beherbergen kleine Fettröpfchen und häufig braune Pigmentkörner.

Im Zustand der Tätigkeit erscheinen die Zellen deutlicher granuliert als im Zustand der Ruhe, und die etwas gequollenen Kerne liegen mehr in der Mitte.

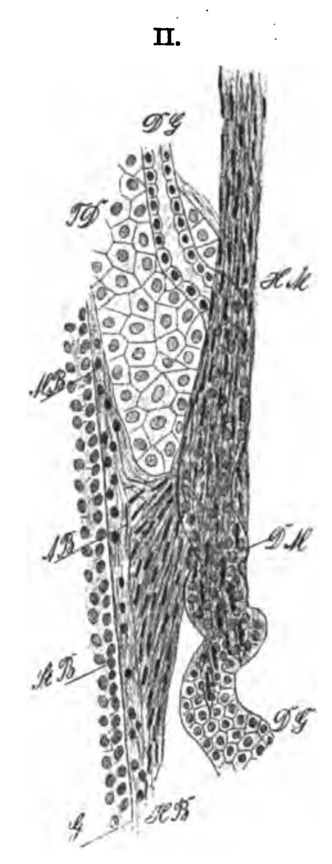
Die mehr oder weniger geschlängelt verlaufenden Ausführungsgänge, Schweifsgänge, beginnen bereits innerhalb des Knäuels und zeigen eine merkliche Abnahme des Querschnittes und Verengerung des Lumens. Sie steigen meist dicht am Haarbalg nach aufwärts, winden sich dabei häufig

I.



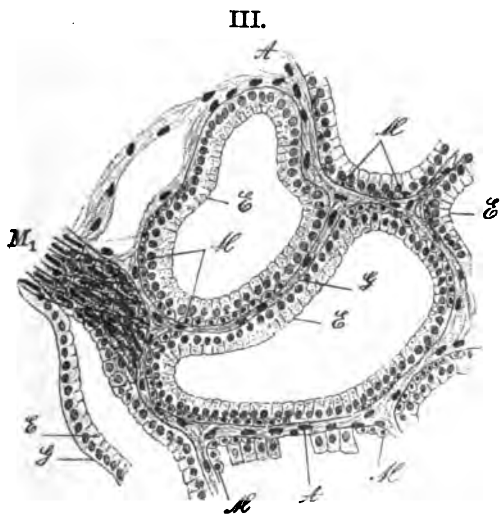
I. Senkrechter Schnitt durch die Mündung der Knäueldrüse.
P = Pore, in welche sich die tieferen pigmentierten Epidermisschichten ein Stück weit hereinschlagen, G = Glashaut, DG = Ausführungsgang, M = Mündungsstück des Ausführungsganges, A = Adventitia, E = Epithel des Ausführungsganges. (Bonnet.)

II.



II. Längsschnitt durch die Ansatzstelle eines Haarbalgdrüsenmuskels HM am Haarbalg HB.
G = Glashaut des Haarbalges, StB = Stachelschicht des Balges, AB = äufsere Balglage, TD = Talgdrüse, DG = Ausführungsgang der Knäueldrüse, DM = die derselben äufserlich aufliegende Drüsenportion des Haarbalgdrüsenmuskels. (Bonnet.)

III.



III. Schnitt durch den Sekretionsgang.
E = Epithel, M = glatte, quergeschnittene, eigene Muskulatur der Drüse (subepithelial bei M_1 in Flächenansicht), G = Glashaut der Drüse, A = Adventitia. (Bonnet.)



Fig. 145. Schnitte durch eine Knäueldrüse vom Pferde. Vergr. ca. 200.

zwischen den Drüsenläppchen der Talgdrüsen hindurch und münden meist in den Haarbalgtrichter dicht unter der Oberfläche, selten frei neben der Balgmündung oder an unbehaarten Stellen zwischen zwei Coriumpapillen. Das kubische oder plattenförmige Epithel wird im Bereich der Talgdrüse zweischichtig. Die innere Zellschicht zeigt als Fortsetzung der Zylinderzellen des sezernierenden Abschnittes eine deutliche Cuticula. Die äufsere Zellage mit mehr länglichen, quergestellten Kernen erklärt Kölliker aus den Muskelzellen der eigenen Drüsenmuskulatur hervorgegangen, so dafs diese im Ausführungsgang sich nicht verlieren, sondern nur epitheloide Form annehmen würde.

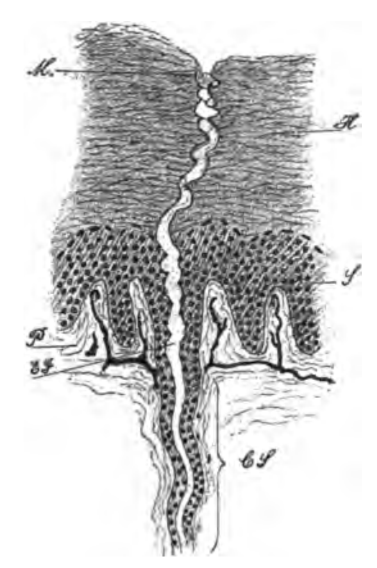


Fig. 146. Mündung des Ausführungsganges einer Knäueldrüse aus dem Sohlenballen der Katze. Vergr. ca. 200.
M = Mündung, *EG* = stark geschlängelter Teil des Ausführungsganges, *CS* = Cutisteil, *H* = Hornschicht, *S* = Stachelzellschicht, *P* = Coriumpapillen. (Bonnet.)

Ist die Epidermis im Bereich der Drüsenmündung dünn, so stülpt sie sich in die trichterförmige Drüsenmündung ein, wodurch das Epithel derselben mehrschichtig wird. Das Lumen des Ausführungsganges bleibt dabei nahezu gleich weit. Die eingestülpte Epidermis ist bei pigmentierter Haut ebenfalls pigmentiert.

Ist die Epidermis dagegen dick, so setzt sich das Lumen des Exkretionsganges durch die verschiedenen Schichten der Epidermis in geradem oder gewundenem Verlauf bis zur Oberfläche fort. Die Wandungen des Ganges bestehen dann nicht mehr aus Adventitia und Glashaut, sondern lediglich aus den angrenzenden Schichten der Epidermis (Fig. 146).

Muskeln der Haut.

In der Haut findet sich quergestreifte und glatte Muskulatur. Quergestreifte Muskelfasern sind besonders an den Übergangsstellen der Haut in die Schleimhäute der natürlichen Körperöffnungen vertreten. Sie strahlen von der tiefer gelegenen Muskulatur in die Haut aus.

Gut entwickelte Muskelbündel finden sich an den Bälgen der Sinushaare, dieselben entweder umspinnend oder in schräger Richtung vom proximalen Ende des einen Haarbalges zum distalen des nächsten hinziehend. Durch diese Einrichtung können die Sinushaare der Fleischfresser aufgerichtet und wieder glatt angelegt werden, aufserdem gehoben, gedreht und einander genähert werden (Bonnet). Die Innervation der Muskulatur wird durch Fasern des Nervus facialis besorgt (Saalefeld). Dem Pferd, Rind, Schwein und Schaf fehlt das Vermögen, ihre Sinushaare selbständig zu bewegen; bei ihnen tritt die sehr bewegliche Lippen- resp. Rüsselscheibenmuskulatur vikariierend für die eigene Muskulatur der Sinushaare ein.

Glatte Muskulatur findet sich in der Subcutis des Hodensackes, welche deshalb als Fleischhaut, Tunica dartos, bezeichnet wird; ferner

an den einzelnen Abschnitten der Vorhaut, am Mittelfleisch, im Augenlid, woselbst die Fasern zirkuläre und radiäre Anordnung zeigen; endlich in der Haut der Zitzen. Die Kontraktion dieser Muskeln bedingt Runzelung der betreffenden Hautstellen. —

Die Haarbalgmuskeln, Arrectores pilorum (Fig. 137 *c*), sind Züge glatter Muskelfasern, welche in dem elastischen Netzwerk unter der Basalmembran Ursprung nehmen und in schräger Richtung gegen den Grund des Haarbalges hinziehen, wo seine elastischen Sehnenfasern (Meifsner) mit dem elastischen Netz der inneren Balglage verschmelzen.

Der Muskel liegt stets an der unteren Seite des schiefgestellten Haarbalges. Er findet sich an fast allen asinösen Haarbälgen. Er fehlt den Sinushaaren, aufserdem noch den senkrecht eingepflanzten Cilien, den Vibrissen und den Haaren der Lippen, welche durch quergestreifte Muskelfasern versorgt werden.

An vielen Stellen der Haut mit grofsen Knäueldrüsen umscheidet der Muskel den Sekretgang ein nicht unbeträchtliches Stück weit und strahlt sogar (Pferd, Hund, Schaf) mit reichlichen Muskelfasern auf die Oberfläche des Drüsenkörpers aus. Mitunter tritt ein besonderer, sich fächerförmig ausbreitender Ast an die Knäueldrüsenoberfläche. Die Beziehung des Muskels zur Knäueldrüse scheint vielfach intimer zu sein als die zum Haarbalge (Bonnet).

Stehen die Haare in Gruppen, so teilt sich der Muskel, um jeden Haarbalg mit zugehöriger Drüse mit einer Zacke zu versehen.

Die Länge des Muskels ist abhängig von der Länge des Haarbalges; seine Stärke ist aber nicht proportional der Entwicklung des Haares, sondern der zum Haarbalg gehörigen Drüsen. Deshalb findet man lange, aber dünne Muskeln an den starken Mähnenhaaren, an den langen Haaren im Kehlgang des Pferdes; sehr dicke Muskeln dagegen an den mittelstarken Haaren der Bauchhaut und an den feinen Haaren der Leistengegend. Hier sind durchweg die Drüsen stark entwickelt.

Bonnet, welcher bei seinen umfassenden Untersuchungen des Integumentes der Haustiere dem Haarbalgmuskel besondere Aufmerksamkeit widmete, beschreibt ferner starke Muskeln in der Haut des Schafes und des Pudels, in welcher zwar sehr feine Haare, aber sehr grofse Schweifsdrüsen zu finden seien. Doppelte Haarbalgmuskeln erwähnt er in der Haut des Schweines.

Die Wirkung der von sympathischen Nervenfasern versorgten Arrectores pilorum ist eine sehr komplizierte. Mäfsige Kontraktionen wirken sekretentleerend auf Schweifs- und Talgdrüsen; stärkere Kontraktionen sträuben das Haarkleid durch Aufrichten der Haare, wobei letztere mit ihrer nach aufwärts verzahnten Cuticula an den Drüsenmündungen vorbeischleifen. Ferner wird die Haut in ihrem Dickendurchmesser kontrahiert; dies ist wieder von Einflufs auf die Füllung der Blut- und Lymphgefäfse und indirekt auf die Wärmeökonomie, Hautperspiration und Ernährung der Haut.

Blutgefäfse der Haut.

Die Arterien der Haut entstammen nach Manchot und Spalteholz gröfstenteils Ästen, welche aus der darunterliegenden Muskulatur in die Subcutis eintreten. Nach kurzem Verlaufe lösen sie sich hier in kleinere Äste auf, die in der untersten Schicht des Coriums ein Anastomosennetz

(erster Ordnung) eingehen. Aus diesem erheben sich zwischen den Haarbälgen schräg ansteigende Äste, welche durch ein höher gelegenes Anastomosennetz (zweiter Ordnung) in gegenseitiger Verbindung stehen, um sich schlieſslich in ein subpapilläres Netz (dritter Ordnung) aufzulösen. Erst daraus entspringen Endarterien, die in die Leisten und Papillen der

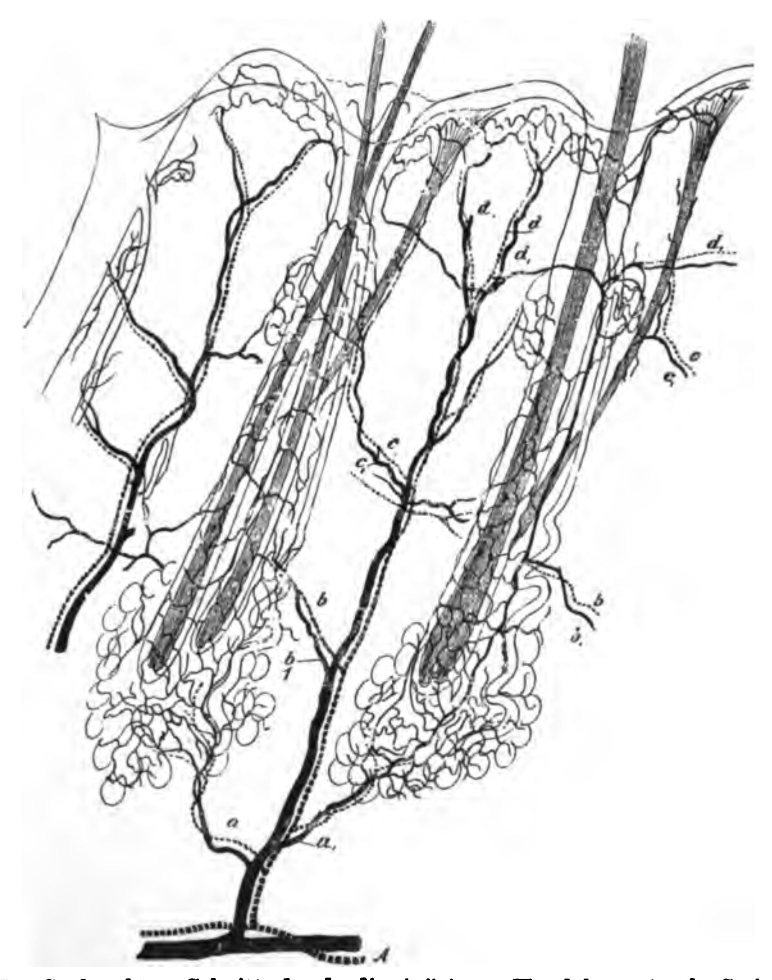


Fig. 147. Senkrechter Schnitt durch die injizierte Hundehaut (nach Stirling). Arterien punktiert, Kapillaren und Venen schwarz.
A = Arterie der Subcutis, a) Arterie zur Fettraube und zum Knäuel der tubulösen Drüse, b) Arterie zum Haarbalg, c) Talgdrüsenarterie mit dem Ast für den Haarbalgdrüsenmuskel, d) Äste für die Cutisoberfläche resp. den Papillarkörper, a_1, b_1, c_1, d_1 die rückläufigen Venen.

Haut eindringen und ein oberflächliches Kapillarnetz bilden, von welchem aus die Epidermis ernährt wird.

Das Verbreitungsgebiet dieser Endarterien wird für den Menschen auf 0,16 qmm angegeben.

Während des Verlaufes der zwischen den Haarbälgen schräg-ansteigenden Cutisarterien geben dieselben auſserdem noch ab:

a) Ästchen für die Fetträubchen und die Knäueldrüsen. Dieselben lösen sich zu einem die Fettzellen, resp. die Tubuli umspinnenden Kapillarnetze auf, dessen Blut durch eine eigene Vene abfliefst;
b) ein oder mehrere Ästchen für den Haarbalg, um welchen ein äufseres, weitmaschiges und ein inneres enges Kapillarnetz gebildet wird;
c) einen Ast für die Talgdrüse, welcher auch Ausläufer zum Haarbalgmuskel schickt.

Aus dem subepithelialen Kapillarnetz gehen Venen hervor, die neben den aufsteigenden Arterien in die Subcutis zurückführen und die den Seitenästen der Arterien entsprechenden Venen aufnehmen, dabei bilden sie den arteriellen ähnliche Anastomosennetze, die Spalteholz in vier Ordnungen teilt.

Am Balg der Sinushaare hat man nach Bonnet zu unterscheiden:
a) das Gefäfsnetz der äufseren Balglage, welches den aufsteigenden Cutisarterien entstammt und mit den Kapillaren der willkürlichen Haarbalgmuskeln anastomosiert. Von diesem Netze aus gehen die die Balglage durchbrechenden Äste entweder herüber auf den Spannbalken zur inneren Balglage oder sie münden in die Lakunen des kavernösen Körpers resp. des Ringsinus. Das Sinuskissen ist stets gefäfslos;
b) die eigentliche Haarbalgarterie durchbricht die äufsere Balglage nahe dem proximalen Balgpole, anastomosiert durch einige Äste mit a, verästelt sich dann in zwei übereinanderliegende Kapillarnetze in der inneren Balglage und speist dann von derselben aus den kavernösen Körper;
c) die Papille erhält ihr Blut von einer eigenen, kleinen, mitunter mit dem Haarbalggefäfse anastomosierenden Arterie. Sie besitzt ein wohlentwickeltes, zierliches Kapillarnetz, das durch eine eigene Vene Abflufs erhält;
d) die nicht unbedeutenden Gefäfse der Talgdrüsen und des Haartaschenhalses stammen von den an den Lippen sehr starken, aufsteigenden Hautarterien und speisen teilweise den kavernösen Körper resp. Ringsinus. Ein anderer Teil anastomosiert mit den Kapillaren der inneren Balglage;
e) die Lakunen des kavernösen Körpers sind mit Endothel ausgekleidet. Ringsinus und kavernöser Körper anastomosieren; ihre Abflufsbahnen verlaufen im Haartaschenhalse in die ebenfalls an den Lippen sehr starken subpapillären Hautvenen.

In den Coriumpapillen bilden die Kapillaren einfachere oder kompliziertere Schlingen, an denen stets ein auf- und absteigender Schenkel unterschieden werden kann. In den Papillen des Schweines findet man förmliche Gefäfsknäuel. An den spitz zulaufenden Extremitäten (Ohren, Nasenspitze, Schwanz) findet man direkte Übergänge von Arterien in Venen (Hoyer).

Je mehr eine Hautpartie äufserem Druck ausgesetzt ist, desto weiter sind die Gefäfse und desto engmaschiger ihre Netze.

Die Subcutis erhält ihr Blut direkt aus feineren Zweigen der gröfseren Äste, zum Teil aber aus rückläufigen Gefäfsen des Coriums.

Über die Gefäfsverteilung in der Hundehaut berichtet Spalteholz folgendes: Die Arterien zeichnen sich durch grofse Länge aus. Sie bilden ein dichtes cutanes Netz, aus dem in der Richtung der Haare Äste aufsteigen. Durch bogenförmige Anastomosen der letzteren wird ein subpapilläres Netz gebildet, aus welchem feine Äste gegen die Epidermis ansteigen. Die Arterien sind meist von Venen einfach oder doppelt begleitet. Trotz der Abgabe zahlreicher Seitenäste bleibt sich das Lumen der Arterien auf weite Strecken (in einem Falle 18,6 mm) gleich. Dies mufs eine starke Verringerung der Stromgeschwindigkeit zur Folge haben. —

Lymphgefäfse.

Die Lymphbahnen der Haut werden zum Teil durch interzelluläre Saft- und Lymphspalten dargestellt, zum Teil sind sie mit Endothel ausgekleidet und dann als echte Lymphgefäfse zu betrachten.

Die Interzellularräume des Stratum Malpighi der Epidermis stellen ein zusammenhängendes Lymphspaltensystem dar, welches von Key und Retzius von der Cutis aus injiziert wurde. Die Epidermislymphe ist aber von der Coriumlymphe durch Beimengung von Epithelsekret verschieden (Rabl). Nach Cohn und Rabl werden die interzellulären Lymphspalten des Epithels durch eine zwischen den verhornenden Zellen auftretende feste Kittsubstanz nach aufsen abgeschlossen und vor dem Eindringen von Mikroben geschützt. Weidenreich stellt eine solche Kittsubstanz in Abrede und sieht den Verschlufs durch die dichte Aneinanderlagerung der Zellen bewerkstelligt. Dagegen scheint die Epithellymphe in die interpapillär verlaufenden Schweifsporen, ferner durch den unverhornten Teil der Haarzwiebel und der Wurzelscheiden in den Haarbalg Abzugswege zu finden.

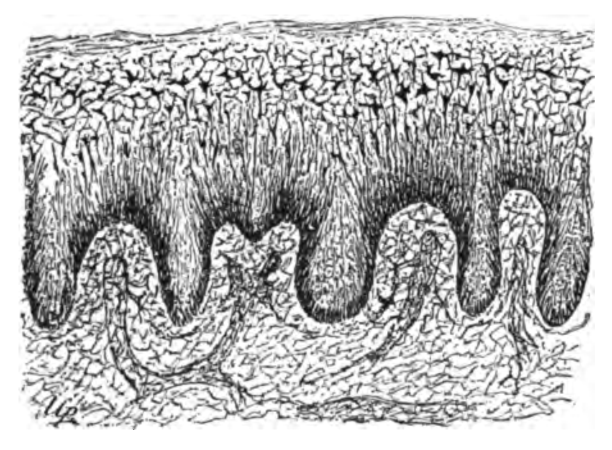


Fig. 148. Vergoldung sämtlicher Lymphwege der Papillen und der Epidermis einer leicht ödematösen Haut (nach Unna).

Die Lymphgefäfse des Coriums beginnen nach Teichmann bereits in den Papillen, bilden ein dichtes oberflächliches und ein weitmaschiges, tieferes Netz. Die daraus entspringenden Lymphbahnen der Subcutis haben bereits Klappen.

In diese Lymphgefäfse münden die Lymphspalten, welche als zusammenhängendes Netzwerk die Bindegewebszüge, die Muskeln, Drüsen und Haarbälge umgeben.

Nerven der Haut.

Bezüglich der an anderer Stelle dieses Werkes eingehender behandelten Nerven sei hier nur folgendes erwähnt:

Die zur Haut tretenden peripheren Nerven zerfallen bereits in der Subcutis in feinere Bündel, die zum Teil schon hier in sensiblen Terminal-

körpern ihr Ende erreichen. Grofse Äste treten in Begleitung von Blutgefäfsen in das Corium ein und bilden Nervengeflechte, von welchen ein Teil der Fasern in der Epidermis endet, indem sie nach Verlust der Markscheide an Tastzellen treten (Schweinerüssel, Lippe des Pferdes und der Fleischfresser, Ballen des Schweines und der Fleischfresser) oder innerhalb der Zellen des Stratum spinosum oder frei mit kleinen Endknöpfchen zwischen den Zellen enden. Der gröfsere Teil der Fasern des

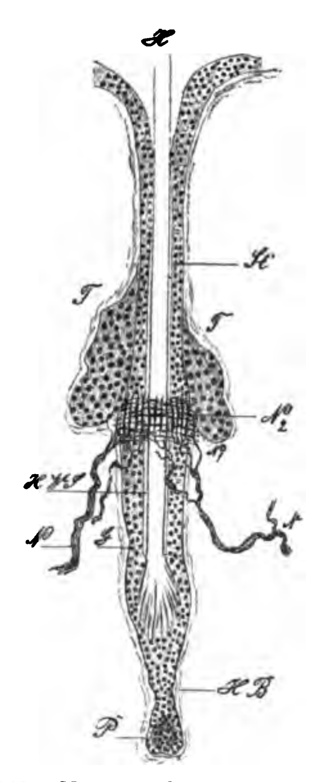


Fig. 149. Nervenendapparat an einem asinösen Haarbalge der Katzenlippe. Goldpräparat. Das Haar wird gewechselt. Vergr. 80.
H = Haar, *HB* = Haarbalg, *St* = Stachelzellschicht des Balges, *HWS* = Haarwurzelscheide, *G* = Glashaut des Balges, *T* = Talgdrüsen, *P* = Papille, *N* = von zwei Seiten zum Balg tretende, markhaltige Nervenstämmchen, N_1 = Terminalring zirkulärer blasser Fasern, N_2 = Terminalmantel der lanzettförmigen freien Enden. (Bonnet.)

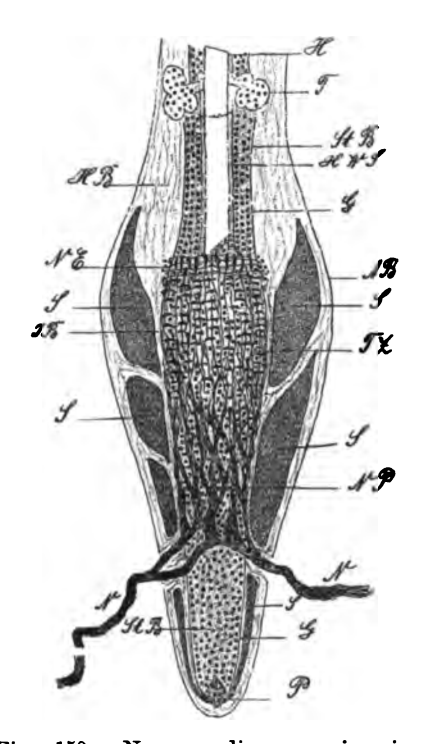


Fig. 150. Nervenendigungen in einem Sinusbalge vom Schwein. Goldpräparat. Vergr. 50.
H = Haar, *T* = Talgdrüsen, *StB* = Stachelzellschicht des Balges, *HWS* = Haarwurzelscheide, *G* = Glashaut, *AB* = äufsere Balglage, *JB* = innere Balglage, *S* = Sinus, *P* = Papille, *N* = Nervenstämmchen, *NP* = Superfizieller Plexus, *TZ* = Tastzellenmantel mit durch die Goldbehandlung geschwärzten Menisken, *NE* = Spatelförmige Nervenenden, über denselben sind einige feine marklose Zirkulärfasern sichtbar. (Bonnet.)

Coriumplexus tritt in Endkolben ein oder findet seine typische Endigung in Haarbälgen, Drüsen, Muskeln und Blutgefäfsen.

An die Haarbälge treten nach B o n n e t ' s Untersuchungen ein oder mehrere markhaltige Nervenfasern, welche dicht unter der Talgdrüse einen der hier verdickten und faltenreichen Glashaut aufliegenden Plexus zirkulär verlaufender Fasern bilden. Ein Teil derselben durchsetzt unter

Verlust der Markscheide die Glashaut, um zwischen dieser und dem Epithel in parallel und senkrecht gestellten lanzettförmigen freien Enden auszulaufen.

An den Sinusbälgen fand Bonnet mehrere markhaltige Fasern zwischen mittlerem und unterem Drittel zur inneren Balglage treten und daselbst ein spitzwinkeliges, gröberes und, dicht der Glashaut aufliegend, ein feineres Netz bildend. Fasern beider Netze durchsetzen, das Mark verlierend, die Glashaut, um in Tastzellen zu enden, die dieser anliegen. Ein Teil der Fasern des oberflächlichen Plexus endet in der gleichen Höhe abschneidend mit spatelförmigen Endigungen aufserhalb der Glashaut.

Jedes Haar stellt mit den in seinem Balge gelegenen Nervenenden einen Tastapparat dar, indem das Haar als elastischer Hebel jede Exkursion seines Schaftes auf den rings um dasselbe im Balge gelegenen Terminalapparat überträgt. Durch die stärkere Füllung des Blutsinus kann die Feinheit der Perzeption gesteigert werden. Die schlingenartige Biegung der zutretenden Nervenstämme schützt die Nerven vor Zerrungen bei Bewegungen des Balges durch die Hautmuskulatur (Bonnet). —

Entwicklung der Haare und der Hautdrüsen.

Die erste Haaranlage tritt am Kopf der Föten auf und betrifft die Sinushaare. Sie macht sich in Form kleiner weifser Erhebungen der sonst vollkommen glatten Haut im Bereich der Lider, der Lippen, des Kinnes, der Backen bemerkbar. Bei der Anlage der übrigen Haare fehlen solche Erhebungen. Die erste Anlage (Haarkeim) ist rein epithelial und macht sich auf Querschnitten als eine Verlängerung der basalen Zylinderzellen und Vermehrung der darüberliegenden Stachelzellen bemerkbar. Nach Maurer und Keibel zeigt dieses frühe Stadium der Haaranlage grofse Ähnlichkeit mit der Anlage der Hautsinnesorgane der Amphibien. — Der Haarkeim senkt sich in schräger Richtung in das darunterliegende Bindegewebe ein, welches eine Zellvermehrung erkennen läfst und besonders unter der tiefsten Stelle der Epitheleinsenkung eine Anhäufung kleiner, runder Bindegewebskerne zeigt, die Anlage der Haarpapille. Der Haarkeim zeigt an senkrechten Hautschnitten durch seine Längsachse*) insofern einen asymmetrischen Bau, als die eine Seite im spitzen Winkel zum Stratum cylindricum der Epidermis steht, während die andere im stumpfen Winkel allmählich in dasselbe übergeht.

Mit dem durch Zellvermehrung bedingten weiteren Eindringen des Haarkeimes in das embryonale Coriumgewebe beginnt das zweite Stadium der Haarentwicklung: die Bildung des Haarzapfens. Die peripheren Zellen des Haarzapfens, die Fortsetzung des Stratum basale der Epidermis darstellend, sind zylindrisch mit ovalen Kernen und schräg nach ein- und aufwärts gerichtet. Am Grunde sind sie „meilerförmig“ angeordnet. Im Innern finden sich kleinere Zellen mit mehr rundlichen Kernen. Gegen das umliegende Bindegewebe ist der Haarzapfen durch die Basalmembran scharf abgegrenzt.

Unter dem kolbig verdickten Ende des Haarzapfens tritt die Papillenanlage als kernreiche Bindegewebsmasse deutlich hervor. Von ihr aus ziehen sich Bindegewebszellen mit länglichen Kernen am Haarzapfen hinauf, die Anlage des bindegewebigen Haarbalges bildend. — An der Stelle, wo die untere Fläche des schräggestellten Haarzapfens in die Epidermis übergeht, oder etwas tiefer, beginnt die Entwicklung der Schweifsdrüse durch mitotische Zellteilung, die zur Bildung eines soliden, sich senkrecht einsenkenden Epithelzapfens führt. Derselbe unterscheidet sich vom Haarzapfen durch den Mangel einer Papillenanlage unter seinem Grunde und durch die Gleichmäfsigkeit seiner Zellkerne. Ein gröfserer Kernreichtum des bindegewebigen Balges an der unteren Fläche des Haarzapfens mufs als Anlage des Arrector pili gedeutet werden.

Vom oberen Ende des Haarzapfens und aus dessen Mitte zieht sich ein Strang langgestreckter Zellen in senkrechter oder mehr schräger Richtung gegen die Oberfläche der Epidermis. Dies sind die Haarkanalzellen, die die Aufgabe haben, dem durchbrechenden Haar den Weg zu bahnen.

---

*) Die Schnitte sind senkrecht zur Haut und in der Richtung des späteren Haarstriches zu führen.



Der Haarzapfen wird nun zum **Bulbuszapfen** (3. Stadium), indem sein unteres Ende die Papillenanlage umfafst und dadurch nach oben eingestülpt erscheint (ähnlich dem Boden einer Weinflasche). Gleichzeitig geht von den bislang meilerartig angeordneten Zellen am Grunde des Bulbuszapfens die Bildung eines Haarkegels aus.

Im oberen Drittel des Bulbuszapfens, unter der Schweifsdrüsenanlage und oft auch an der gegenüberliegenden Wand tritt die erste Anlage der Talgdrüsen in Form von Ausbuchtungen auf, deren rundliche zentrale Zellen den Beginn einer fettigen Degeneration erkennen lassen.

Die Schweifsdrüsenanlage ist als langer Zapfen mit kolbig verdicktem Ende in die Tiefe gewachsen. In seinem tiefsten Abschnitt tritt zuerst ein Lumen auf. Je nach der Tierart ist er mehr oder weniger gewunden. Das vierte Stadium der Haarentwicklung bildet das **Scheidenhaar**. Der Haarkegel hat sich bedeutend verlängert und läfst die einzelnen Schichten der Haarscheide und des Haares erkennen. Die Markschicht fehlt meist den fötalen Haaren. Für die Katze ist sie durch **Backmund** nachgewiesen. Die Scheide schliefst das Haar vollständig ein und zeigt von der Spitze nach abwärts fortschreitende Verhornung. Die durch den Haarkegel in seiner Entwicklung zum Scheidenhaar peripher gedrängten Zellen des Bulbuszapfens bilden die äufsere Wurzelscheide. Die Haarkanalzellen verhornen unabhängig von der Epidermis und bilden einen Kanal, durch welchen das Haar, nachdem seine Scheide am oberen Ende zersplittert ist, an die Oberfläche tritt. Der lang sich hinziehende horizontale Verlauf des Haarkanales unter der verhornten Epidermis, wie er von **Stöhr** für das menschliche Wollhaar beschrieben wird, scheint bei den Haustieren nicht zu bestehen. (Beim Pferd durchsetzt der kurze Haarkanal in senkrechter Richtung die Epidermis, bei der Katze ist er hakenförmig nach aufwärts gekrümmt.) Ein der eigentlichen Hornschicht der Epidermis aufliegendes Häutchen aus unvollständig verhornten blasigen Zellen bestehend, das Epitrichium, wird beim Schwein im Zusammenhang durch die hervorbrechenden Haare abgehoben. Bei den übrigen Haustieren ist eine eigentliche Epitrichialschicht nicht nachweisbar.

Die Papille ist bis auf einen schmalen Stiel vom Bulbus umwachsen. Die einzelnen Balglagen sind beim Durchbruch der Haare deutlich differenziert. Auch bei den Fleischfressern besitzt zur Zeit der Geburt jedes Haar seine eigene Balgmündung. Eine Vereinigung zahlreicher Haare zu Bündeln findet somit erst nach der Geburt statt. Die Art und Weise der Bündelbildung ist z. Z. noch nicht festgestellt. Wahrscheinlich gehen vom Stratum cylindricum der äufseren Wurzelscheide neue Haaranlagen aus. Während die äufsere bindegewebige Schicht der Glashaut mit der Anlage des Haarkegels auftritt, ist die innere Schicht, epithelialen Ursprungs, erst gegen Ende des Scheidenhaarstadiums nachweisbar (**Stöhr**). Für die mutmafsliche Entwicklung des Musc. arrector aus dem Epithel liegen z. Z. noch keine Anhaltspunkte vor. Die Zellen der Schweifsdrüsen differenzieren sich zur Zeit des Haardurchbruches in sezernierende Epithelien und Muskelzellen. Die Talgdrüsenausbuchtungen vergröfsern sich im Stadium des Scheidenhaares je nach Tierart und Körperteil zu einfachen oder zusammengesetzten Alveoli. Die der Basalmembran anliegenden Zellen, produzierende Zellen, bleiben klein, kubisch; durch den fettigen Zerfall der grofsen polyedrischen Zellen im Zentrum, sezernierende Zellen, entsteht ein mit Sebum angefülltes Drüsenlumen. Eine weitere schwache Ausbuchtung des Haarbalges im unteren Drittel der Ansatzstelle des Musc. arrector entsprechend, wie sie als Wulst am fötalen Haarbalg des Menschen beschrieben wird, ist bislang bei den Haustieren nicht nachgewiesen. (Dagegen findet man beim Haarwechsel erwachsener Tiere die kolbige Verdickung des Kolbenhaares in einer deutlichen Ausbuchtung des Haarbalges gelegen.) Die Entwicklung der Sinushaare, welche dem Menschen fehlen, geht in derselben Weise vor sich wie die der asinösen Haare; ihre Anlage beginnt jedoch früher. Der Blutsinus entsteht gleichzeitig mit dem Durchbruch des Haares (**Martin**).

Beim Menschen treten zunächst feine, marklose Haare auf, Wollhaare, Lanugo oder Primärhaare genannt, die bald nach ihrem Durchbruch ausfallen und durch stärkere, markhaltige Sekundärhaare ersetzt werden. Als Sekundärhaare werden auch jene bezeichnet, die sich nach der Geburt mit der Vergröfserung der Hautoberfläche entwickeln. Ein fötaler Haarwechsel scheint beim Schwein und bei den Fleischfressern nicht stattzufinden, wohl aber bei den übrigen Haustieren.

Der **postembryonale Haarwechsel** unserer Haustiere ist entweder periodisch oder kontinuierlich. Einzelne Haargruppen, wie Mähnen- und Schweifhaare des Pferdes, dürften sich ähnlich wie die Kopfhaare des Menschen verhalten, denen eine Lebensdauer von drei bis fünf Jahren zugesprochen wird. Andere Haargruppen, z. B. Borsten des Schweines, Wolle der Kulturschafe, zeigen einen regeren, aber nicht an bestimmte Jahreszeiten gebundenen, deshalb als kontinuierlich bezeichneten Wechsel. — Der periodische Haarwechsel im Frühjahr und Herbst ist bei den wilden Tieren stark ausgeprägt; bei den domestizierten Tieren wird er durch den kontinuierlichen Haarwechsel verwischt. Beim Winterhaarwechsel erhält z. B. das Pferd zum Sommerdeckhaar noch eine Menge weicher, meist markloser Haare, wobei aber auch eine

Menge alter Haare ausfällt und durch neue ersetzt wird. Im Frühjahr fällt das Winterflaumhaar völlig, das alte straffe Deckhaar teilweise aus. Letzteres wird durch neues ersetzt (Bonnet).

Der Vorgang des Haarwechsels bei der Bildung der Sekundärhaare sowie der späteren Ersatzhaare ist der gleiche.

Die Spindelform ausgewachsener Haare läfst schon auf eine allmähliche Abnahme der Ernährung des Haares durch die Papille schliefsen. Diese reicht bald nicht mehr aus zur Erzeugung normaler Bulbuszellen, was zur Loslösung des Bulbus von der Papille, zur pinselförmigen Zerfaserung derselben und Verhornung seiner Zellen führt. Die vorher von der Papille eingenommene Höhle des Bulbus füllt sich während der Ablösung mit Zellmasse aus, so dafs das untere Ende des Haares kolbenförmig erscheint, daher die Bezeichnung „Kolbenhaar" (Henle), Beethaar (Unna). Ein Weiter-

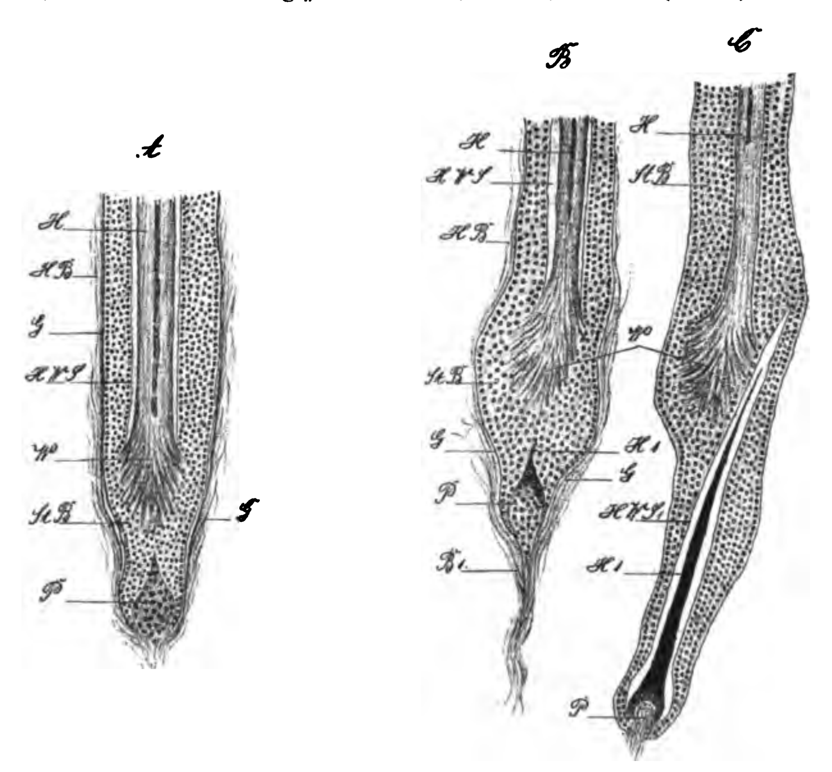


Fig. 151. Haarwechsel, halbschematisch. Vergr. ca. 150. (Bonnet.)
H = ausfallendes Haar, W = aufgefaserte Vollwurzel desselben, HWS = die abgehobene Haarwurzelscheide, P = Papille, StB = Stachelzellschicht des Balges, G = Glashaut des Balges (bei A und B stark gerunzelt), HB = Haarbalg, H_1 = pigmentierte Anlage des jungen Haares (B), junges Haar in C, HWS_1 = Haarwurzelscheide desselben, B_1 = der kontrahierte Balg unterhalb der nach aufwärts gerückten Papille (Haarbalgstengel).

wachsen eines solchen Haares ist selbstverständlich vollständig ausgeschlossen. Über der sich verkleinernden Papille werden zwar noch Epithelzellen produziert, die sich aber nicht mehr zu Haarscheide und Haar differenzieren, sondern im Verein mit der Kontraktionskraft des Haarbalges die „Vollwurzel" des Kolbenhaares bis unter die Talgdrüsenmündung vorschieben. Hier, in einer von manchen Haarbälgen (Kopfhaut des Menschen) vorgebildeten Exkavation, Haarbeet oder Wulst des Haarbalges genannt, verbleibt der Kolben, bis das Haar durch äufsere Einwirkung oder durch das Ersatzhaar aus dem Balg entfernt wird. Der Epithelstrang, der sich vom Kolbenhaar zur Papille hinzieht, besteht aus Zellen, die weder über der Papille noch nach dem bindegewebigen Haarbalg zu irgendeine Anordnung erkennen lassen (Aubertin). Durch Schrumpfung (Einstülpung nach Aubertin und Fritsch) des Haarbalges und unter Verkürzung des oben erwähnten Epithelstranges steigt die atrophische Papille bis nahe an den Haarkolben auf, um bei Tieren mit periodischem Haarwechsel

vollständig zu verstreichen, d. h. in den Papillensockel aufgenommen zu werden (Schwalbe), während sie sich beim Menschen und bei Tieren mit permanentem Haarwechsel in reduziertem Zustande erhält. (Daraus erklärt sich die Streitfrage, ob sich jedes Ersatzhaar auf einer neuen Papille oder auf der Papille des Kolbenhaares entwickelt.)

Fasern der bindegewebigen Balglagen bilden unter der nach aufwärts gerückten Papille den „Haarbalgstengel". — Erst allmählich tritt in den Zellen des zurückgebildeten Epithelstranges wieder neues Leben auf. Zunächst ordnen sich die Randzellen zur basalen Zylinderzellschicht. Der Grund des Haarbalges wird durch Zellwucherung wieder in die Tiefe gedrängt. Es erhebt sich auf demselben wieder eine Papille, über deren Oberfläche sich die Epithelzellen zu zylindrischen Keimzellen differenzieren. Diese führen zur Bildung eines Haarkegels wie bei der Entstehung eines Primärhaares. — Das Kolbenhaar kann vor der Bildung des Ersatzhaares ausfallen; es kann durch das Ersatzhaar hinausgeschoben werden; es kann aber auch noch längere Zeit neben dem Ersatzhaar aus dem Balge herausragen.

Das alte, ausfallende Haar ist stets pigmentärmer als das junge. Es geht somit eine mehr oder minder auffällige Verfärbung mit dem Haarwechsel einher. — Das Ergrauen der Haare als Altersveränderung ist Folge der Pigmentabnahme und des gesteigerten Luftgehaltes des Haares.

Die Haut des Pferdes. Die Lederhaut des Pferdes ist im Vergleich mit der des Rindes durch Feinheit der Bindegewebsfasern und durch den Reichtum an feinen elastischen Fasern ausgezeichnet. Die Dicke der Haut differiert je nach den Körperregionen von 1—5 mm, ist somit etwas dünner als die des Rindes, aber relativ dicker als die der übrigen Haustiere. Die gröfste Dicke der Haut findet sich am Mähnenanfang, an der Ventralfläche des Schweifes und in der Umgebung des Penis. Ein wirklicher Papillarkörper fehlt der behaarten Haut (Jefs). Die an mikroskopischen Präparaten zu beobachtenden Papillen stellen die Querschnitte wallförmiger Erhebungen der Lederhaut dar, welche, in systematischer Weise sich kreuzend, die Haarbalgmündungen umgeben.

Die Epidermis, ca. 15—80 μ dick, zeigt ein ein- bis vielschichtiges Stratum profundum und meist ein deutliches Stratum granulosum. Sie ist nur bei weifsgeborenen Pferden und Albinos unpigmentiert.

Die einen flachen Bogen bildenden Haare zeigen über der Zwiebel keine merkliche Knickung. Sie stehen nur an wenigen Körperstellen senkrecht zum Corium (Wirbel), meist bilden sie einen spitzen Winkel mit der Oberfläche, der um so kleiner ist, je feiner die Haut ist. Die Haardicke schwankt von 0,2—0,008 mm. Das Mark fehlt den meisten Langhaaren und zarten Härchen an den dünnbehaarten Körperteilen; an anderen Haaren kann es $^4/_5$ des Haardurchmessers betragen und 1—8- oder 10zeilig erscheinen*).

Die Ränder der Cuticulazellen sind bei hoher Einstellung als zarte, schwach wellig verlaufende Querlinien sichtbar. Die Cuticulazähnchen am optischen Seitenrand des Haares sind sehr zart und nur bei starker Vergröfserung sichtbar und treten in Abständen von 6—12 μ auf. Föten im letzten Trächtigkeitsmonat zeigen an Hautschnitten zahlreiche Kolbenhaare und die Papillen im Zustand der Rückbildung. Die Haare des Pferdes bilden weder Gruppen noch Bündel, aus jedem Haarbalg ragt nur ein Haar hervor.

Inwieweit Hautteile verschiedener Körperregionen in Anordnung und Bau der einzelnen Organe differieren, sei in nachfolgendem veranschaulicht.

Lippe: Deutliche Coriumpapillen, feine oft sehr steil gestellte Haare, grofse mehrlappige Talgdrüsen, Knäueldrüsen mäfsig entwickelt.

*) Die Untersuchungen von Jefs enthalten die Mafse von Mark und Rindensubstanz von Haaren verschiedener Körperregionen tabellarisch zusammengestellt. Eine praktische Bedeutung kann diesen Zahlen nicht beigemessen werden, da die Markstränge von Haaren derselben Hautpartie oft grofse Differenzen aufweisen. Bei Fohlen und alten Tieren, bei Pferden kaltblütiger Schläge und an den Winterhaaren scheint das Mark stärker ausgebildet zu sein. Nur durch sehr umfangreiche Untersuchungen können bestimmte Normen festgestellt werden.

Lateraler Nasenflügel: Die feinen z. T. marklosen Haare sind schräg eingepflanzt (30—40°). Talgdrüsen rundlich; die Schweifsdrüsen bilden umfangreiche Knäuel, die die Papille allseitig umgeben. Bis an die Oberfläche des papillentragenden Coriums reichen Ausläufer quergestreifter Muskulatur. Glatte Muskulatur spärlich vorhanden.

Nasentrompete: Feine, schräg gestellte Haare. Talg- und Schweifsdrüsen gut entwickelt. Ausgesprochener Papillarkörper des Coriums.

Nasenrücken: Talgdrüsen zahlreich, rundlich, Schweifsdrüsen mäfsig ausgebildet.

Stirn: Haare kräftig, dicht gestellt, gegen den Wirbel fast senkrecht; Mark höchstens ein Drittel des Haarquerschnittes betragend. Talgdrüsen langgezogene Beutel darstellend, mit oder ohne sekundäre Einbuchtungen, zu zweien gegenständig, die im stumpfen Haarwinkel stets gröfser. Keimschicht der Talgdrüsen meist pigmentiert (Jefs). Die Schweifsdrüsen stellen langgezogene, dichte Knäuel in der Umgebung der tiefliegenden Haarzwiebeln dar. Coriumoberfläche hügelig, Epidermis dick.

Stirnschopf: Die z. T. marklosen kräftigen Haare sitzen bis 4 mm tief im Corium. Schweifsdrüsen gut entwickelt, weniger die Talgdrüsen.

Mähne: Die rundlichen Zwiebeln der Mähnenhaare sitzen sehr tief. Haarwinkel fast ein rechter. Talgdrüsen langgestreckt, zu zweien gegenständig. Die Schweifsdrüsen bilden lange Knäuel, die z. T. tief unter den Haarzwiebeln liegen. Subcutis bereits bei Föten fettreich.

Kehlgang: Die feinen meist marklosen Haare sind sehr schräg eingepflanzt (15—20°). Sie zeigen oft stumpfwinkelige Abbiegungen über der Zwiebel. Talg- und Schweifsdrüsen meist gut entwickelt.

Hals, seitlich und ventral: Haare sehr schräg gestellt. Talg- und Schweifsdrüsen gut entwickelt. Coriumoberfläche stark hügelig.

Mitte des Rückens: Haare kräftig. Markzylinder ca. ein Viertel des Haarquerschnittes. Talgdrüsen gut entwickelt, Schweifsdrüsen sehr reduziert*). (Am Widerrist fanden sich in einem Falle sehr grofse Talgdrüsen und grofse tiefliegende Schweifsdrüsen.)

Schulter: Haarwinkel 35—40°. Talgdrüsen und Schweifsdrüsen gleichmäfsig gut entwickelt. Coriumoberfläche stark hügelig.

Hungergrube: Haut sehr dick, Haarwinkel 45—50°. Arrectores kräftig, Talgdrüsen rundlich, zahlreich. Schweifsdrüsen grofse Knäuel bildend. Die Schweifsgänge sind bis zur Talgdrüsenmündung stark gewunden.

Flanke: Haut dünn. Haarwinkel 25—30°. Neben den markhaltigen Haaren feine, marklose mit sehr grofsen Talgdrüsen. Die Schweifsdrüsen bilden nahezu ein zusammenhängendes Drüsen-Stratum.

Unterbrust: Das Haarmark beträgt vier Fünftel und mehr des Querschnittes. Talgdrüsen viellappig, grofs. Schweifsdrüsen gut entwickelt. (Gegen die Regio pubis nimmt die Ausbildung der Talgdrüsen zu.)

Euter: Epidermis sehr stark pigmentiert. Haare dünngesät, fein, marklos. Talgdrüsen an einzelnen Stellen sehr grofs, kuglig (0,119 mm). Schweifsdrüsen durchweg stark entwickelt, sehr oberflächlich gelegen.

Penis: Nahezu unbehaart. Ununterbrochene Lage von Schweifsdrüsen (Stratum glandulare). Talgdrüsen schwach entwickelt, dicht unter der Epidermis (Jefs).

Perineum: Haare fein, aber nicht markhaltig; Zwiebeln ca. 1 mm tief, Balgrichtung ca. 45°. Neben den gewöhnlichen kleinen Talgdrüsen finden sich an der unteren Balgwand grofse, traubige Drüsen mit weiten Sekretgängen, die ganz oberflächlich, dicht neben der Balgöffnung, münden. Neben diesen münden die auffällig weiten Sekretgänge der gutentwickelten Schweifsdrüsen. Viele grofse Talgdrüsen scheinen ganz unabhängig von Haarbälgen zu münden. Die Arrectores pilorum sind sehr stark.

Scheideneingang: Grofse Coriumpapillen, dicke Epidermis. Sehr grofse Talgdrüsen (frei?), feine Haare, mäfsig entwickelte Schweifsdrüsen.

Ventrale Schweiffläche, proximaler Abschnitt: Haare sehr zart, zerstreut stehend, Talgdrüsen grofs, rundlich, gelappt. Haarbalg unter der Drüsenmündung sehr eng. Die Schweifsdrüsen liegen viel tiefer als die Haarpapillen und stellen grofse senkrecht stehende Knäuel dar (nach Jefs fehlen solche).

20 cm von der Schweifwurzel entfernt zeigt das Corium sehr hohe schlanke Papillen. Die 0,4 mm dicke Epidermis ist oberflächlich glatt. Strat. granulosum und Strat. lucid. nicht vorhanden, bis in die Hornschicht deutliche Kerne. (Härtung mit Sublimat ohne Eisessig, Eisenlackfärbung.)

---

*) Bei zwei älteren Pferden fand ich überhaupt keine Schweifsdrüsen. Nachuntersuchungen bei jüngeren Tieren erscheinen angezeigt.



Die Haarbälge sind rosettenartig von rundlichen Talgdrüsen umlagert. Die Schweifsdrüsen bilden ein 95 mm dickes Drüsenstratum. Die Anfänge der Schweifsgänge sind oft stark erweitert.

Innenfläche der Schenkel: Schräggestellte, stark markhaltige Haare. Drüsen gut entwickelt.

Tarsus, Beugefläche: Kräftige Haare, Mark ca. ein Drittel der Haarstärke, grofse Talgdrüsen.

Carpus, Beugefläche wie vorstehend.

Fessel, dorsal: Behaarung sehr dicht. Talgdrüsen gut entwickelt. Die Schweifsdrüsen bilden lockere Knäuel von geringem Umfang. — Volar: In der Umgebung des Spornes sind die Haare sehr kräftig, steilgestellt. Mark zwei- bis dreizeilig, ca. ein Viertel der Haarstärke betragend. Talg- und Schweifsdrüsen wenig entwickelt. Erstere nehmen gegen die Ballen an Ausbildung stark zu. Die lockeren Schweifsdrüsenknäuel lassen Verästelungen des Drüsenschlauches erkennen (an dickeren Gefrierschnitten).

Die Haut des Rindes. Da Rind besitzt relativ und absolut die dickste Haut unter unseren Haustieren. Am Triel mifst sie 6—7 mm, an der Schwanzwurzel, am Fersenbeinhöcker und anderen Stellen ca. 5 mm, im übrigen 3—4 mm. Elastische und Bindegewebsfasern sind gröber als die des Pferdes. Ein Papillarkörper ist wie beim Pferd nur an einzelnen Stellen deutlich ausgebildet. Die Epidermis zeigt ähnliche Verhältnisse wie die des Pferdes. Das Stratum corneum ist besser ausgebildet.

Die Haare besitzen durchschnittlich mehr Mark als beim Pferd. Die Cuticulazähnchen sind deutlicher, ihre Abstände betragen durchschnittlich 8—10 μ.

Die Haardicke schwankt zwischen 20—100 μ. Die Haarwurzel ist häufig über der Zwiebel winkelig abgebogen, doch finden sich an fast allen Körperstellen auch ungebrochene Haarachsen. Die Papille ist mehr kugelig, der Papillenhals sehr schmal.

Die Wurzelscheiden verhalten sich wie beim Pferd. Der Drüsenreichtum steht dem der Pferdehaut wenig nach. Die Zahl der selbständig mündenden Talgdrüsen ist oft sehr bedeutend. Die einzelnen Drüsenkörper sind mehr gestielt, doch finden sich auch dem Balg dicht anliegende kugelige und nierenförmige Talgdrüsen.

Der sezernierende Abschnitt der Schweifstubuli ist sehr weit, 60—100 μ (= der Dicke eines kräftigen Haares). Er ist entweder nur schwach gebogen oder ein- oder mehrmals *S*-förmig gewunden; auch ausgesprochene Knäuelbildungen finden sich an verschiedenen Körperstellen vor. Das Epithel ist nahezu plattenförmig, infolgedessen die Lumina sehr weit. Die zwischen Epithel und Glashaut befindliche eigene Drüsen-

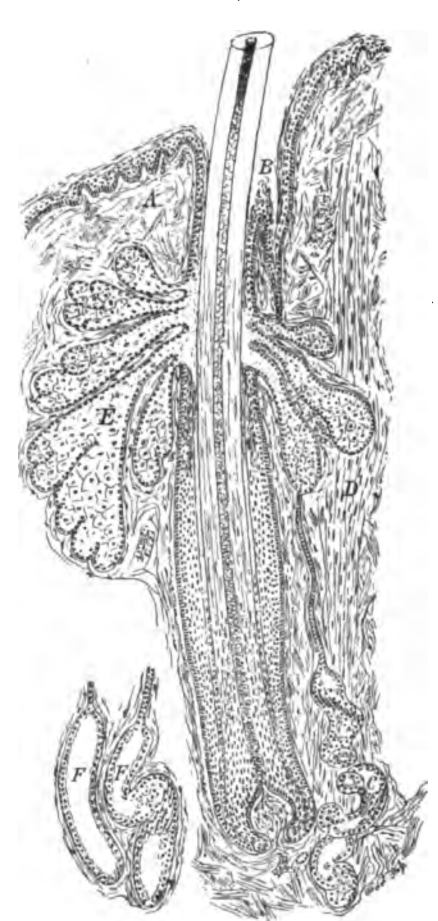


Fig. 152. Schnitt durch die Kopfhaut einer Kuh.
A. Corium, *B.* Mündungstrichter einer Schweifsdrüse, *C.* deren sekretorischer Teil, *D.* Arrector pili, *E.* Talgdrüse vom Maulwinkel, *F.* Schweifsdrüsen von der Unterbrust und vom Triel.

muskulatur ist allerorts sehr schön ausgebildet und zeichnen sich die Muskelzellen durch sehr lange Kerne aus. Der Ausführungsgang hat einen Durchmesser von nur 10—15 μ und ist vom Sekretionsteil scharf abgesetzt. Seine Mündung ist trichterig und fließt mit der Balgmündung zusammen. Der Trichter ist von der Epidermis mit ihren einzelnen Schichten ausgekleidet.

Stirn: Dicke der Haut 4—5 mm. Strat. pilosum 2 mm. Haarwinkel 60—70°. Abbiegung der Wurzel gering; Mark ca. drei Viertel der Haardicke; Talgdrüsen klein, gegenständig und übereinander einmündend. Die Schweißstubuli zeigen nur wenig Windungen.

Nasenrücken (Fig. 152): Haare bis 100 μ stark. Talgdrüsen besser entwickelt, münden mit vier bis sechs neben- und übereinander gelegenen Öffnungen in den Haarbalg. Die Schweißdrüsen sind in der Umgebung der Haarzwiebeln stark gewunden. Arrectores kräftig. Am vorderen Ende des Nasenrückens bilden die Talgdrüsen große zusammengesetzte Drüsen mit kolbig ausgezogenen Alveoli, welche die starken Haarwurzeln allseitig umlagern. Die Schweißdrüsen bilden Knäuel um die Haarzwiebel. Zwischen je zwei Haarbälgen zieht ein Bündel quergestreifter Muskelfasern bis zum Stratum papillare des Coriums. Die Coriumoberfläche ist papillär, die Epidermis dick (Strat. prof. acht- bis zehnschichtig). —

An der Übergangsstelle zum Flotzmaul findet sich eine 2—3 cm breite Zone mit Sinushaaren in regelmäßigen Abständen und feinen, meist hellen Deckhaaren. In die Bälge der letzteren münden sehr große zusammengesetzte Talgdrüsen. Die Schweißdrüsen sind mäßig entwickelt.

Flotzmaul: Die straff fibröse Propria besitzt einen hohen spitzen Papillarkörper, der durch ein fast 1 mm dickes Epithel ausgeglichen ist. Die Papillen reichen bis zu dem ca. 40 μ dicken, scharf begrenzten Stratum corneum. Der 1—2 μ dicken Propria folgt eine Horizontallage glatter Muskulatur (makroskopisch sichtbar) und unter dieser die bis 1 cm dicke Drüsenschicht. Bündel glatter und quergestreifter Muskulatur kreuzen sich mit starken Nervensträngen im interlobulären Bindegewebe. Die Flotzmauldrüsen selbst sind zusammengesetzte tubulöse Drüsen mit einschichtigem kubischen Epithel ohne Eigenmuskulatur. Tubulusquerschnitt 30–40 μ. Die doppelt so starken Ausführungsgänge durchsetzen die Propria mit zahlreichen Mündungen. Ihr mehrschichtiges Epithel ist oft stark pigmentiert.

Maulwinkel: Propria hohe Papillen. Epidermis dick. Neben den gewöhnlichen Haaren finden sich zahlreiche feinere vor, in deren Haarbälge große zusammengesetzte Talgdrüsen einmünden. Die Schweißdrüsen bilden wirkliche Knäuel.

Backe: Propria dünner, hügelig. Epidermis dünn. Strat. prof. nur ein bis zwei Zellagen. Haarwurzeln stark abgebogen, Haarwinkel 45–60°. Mehrere kleine Talgdrüsen münden in jeden Haarbalg. Schweißstubuli wenig gewunden.

Umgebung der Hörner: Corium deutliche Papillen. Epidermis dick; Haare kräftiger als an vorstehender Region; Talgdrüsen und Schweißdrüsen gut entwickelt.

Triel: Cutis sehr dick, Talgdrüsen einfach, zum Teil ziemlich groß (0,5 mm). Die Schweißstubuli stellen z. T. 0,5 mm lange und 0,1 mm weite gerade Schläuche dar oder sie sind ein- bis zweimal S-förmig gewunden (Fig. F). Haare von mittlerer Stärke (0,06 mm) mit wenig verbogener Wurzel.

Unterbrust: Haare feiner (20—40 mm). Drüsenreichtum größer.

Rücken, Lende, Kruppe, Seitenbrustwand: Haare 60—80 μ stark. Markzylinder nur die Hälfte der Haardicke betragend. Talgdrüsen klein, oft nierenförmig. Schweißdrüsen sehr weit, mehr oder weniger gewunden.

Euter: Feine, steilstehende, stark markhaltige Haare; Drüsen gut entwickelt, besonders die Talgdrüsen.

Damm: Feine, schräg eingepflanzte Haare, große Talgdrüsen und knäuelbildende Schweißdrüsen.

After: Große Talgdrüsen und neben den umfangreichen Knäueldrüsen von gewöhnlichem Bau solche mit engerem Lumen, kubischem Epithel und gelbem krümligen Inhalt.

Vulva: Zahlreiche Talgdrüsen mit baumartig verzweigten Sekretgängen münden in die Bälge der zarten Haare. Die Talgdrüsen bilden mikroskopisch meßbare Knäuel von 2—3 μ Länge und ca. 1 μ Breite. An einzelnen Knäueln findet sich die beim After beschriebene Modifikation.

Orificium praeputii (einjähr. Stier): Haare ca. 1 cm vom Umschlagsrand nach einwärts und auswärts sehr kräftig (bis 0,16 mm) mit 4 mm tiefen Wurzeln. Große, wenig zusammengesetzte, sack- oder nierenförmige Talgdrüsen. Die Schweißdrüsen bilden 1 mm große Knäuel und zeigen z. T. dieselben Eigentümlichkeiten wie am After und an der Vulva.

Schwanzquaste: Markhaltige starke Haare, kleine Talgdrüsen, knäuelförmige Schweißdrüsen.



Carpus, dorsal: Hautdicke 5—7 μ, Strat. pilosum 2 μ, Epidermis dick. Haare kräftig, meist marklos. Talgdrüsen gut entwickelt, Schweifsdrüsen stark gewundene Schläuche.

Haut über dem Calcaneus: Ähnlich, jedoch die Haare meist markhaltig und die Schweifsdrüsen wirkliche Knäuel bildend.

Fesselbeuge: ca. 60 μ starke Haare mit wenig Mark. Grofse zusammengesetzte Talgdrüsen mit zahlreichen Einmündungen. Gut entwickelte Schweifsknäuel, und zwar solche von ca. 80 und solche von nur 40 μ Schlauchquerschnitt, ohne Unterschied im Epithel. (Ähnlich beim Schwein.)

Die Haut des Schafes ist durch grofse Feinheit ausgezeichnet. Ihre Dicke schwankt von 1/2—3 mm. Sie ist am dicksten am Genick und am Rücken, am dünnsten am Ellenbogen, am Knie, in der Umgebung des Euters und des Hodensackes. Widder besitzen eine auffällig dickere Haut als Schafe. Die Rassenunterschiede sind sehr bedeutend. Bei überbildeten Schafen kann die Haut um mehrfaches dünner sein als bei robusten Tieren der gleichen Rasse.

Die Haut des Schafes neigt zur Faltenbildung (Merino); damit hängt eine geringere Elastizität zusammen. Das elastische Faserwerk des Coriums ist viel weniger entwickelt als bei den anderen Haustieren. Die stärksten Faserzüge liegen in der intermediären Schicht und verlaufen in der Strichrichtung der Haare (Extremitäten). Die Fibrillenbündel des Bindegewebes sind von grofser Feinheit, was ein Vergleich des Stratum reticulare der Schafshaut mit dem eines anderen Haustieres lehrt. — Ein ausgesprochener Papillarkörper findet sich nur an einzelnen Körperstellen. Die Epidermis, 80—120 μ dick, läfst die einzelnen Schichten deutlich wahrnehmen, besonders ist das Stratum granulosum gut ausgebildet; die Interzellularbrücken sind deutlich. — Die Haare lassen sich nach Sticker einteilen in:

1. kurze straffe Haare (Deckhaare am Kopf und an den Extremitäten), markhaltig,
2. Grannenhaare, lang, markhaltig, gerade, mit tiefliegenden Zwiebeln; bei manchen Schafrassen als Nebenhaare über den ganzen Körper verteilt,
3. Wollhaare, weniger tief sitzend, meist marklos, fein, gekräuselt.

Die Haardichtigkeit schwankt von 10—88 Wollhaaren auf ein Quadratmillimeter. Feine Wollhaare zeigen eine regelmäfsige Wellenlinie mit Annäherung der einzelnen Bogen an den Halbkreis, selten darüber: hochbogig. Bei „Quarta“ kommen 3—5, bei „Superelecta“ 10—13 Bogen auf 1 cm Länge. Die rundliche Form der Papille und die bis 90° betragende Abbiegung des Haarbalges in wechselnder Entfernung über der Papille werden als die mechanischen Ursachen dieser Kräuselung erachtet. Die Grannen- und Deckhaare haben spindelförmig ausgezogene Papillen und zeigen keine oder nur eine geringe Knickung des Balges. Der Querschnitt der Wollhaare ist mehr oder weniger rundlich, fast nie kreisrund. Das Dickenmafs schwankt zwischen 15 (Superelecta) und 30 μ (Quarta), doch kommen auch Wollhaare von nur 5 μ vor, sowie solche von 0,2 mm (Nathusius). Gegen das Wurzelende verringert sich der Querschnitt des ausgewachsenen Wollhaares. Aufserdem zeigt jedes Wollhaar an einzelnen Stellen einen etwas geringeren oder gröfseren Querschnitt.

Die Cuticulazellen (Fig. 142) sind scharflinig abgegrenzt und bedingen eine mehr oder weniger deutliche Zähnelung der mikroskopischen Konturlinie des Haares.

Nach Nathusius hängt das Verfilzen damit nicht zusammen. An feinen Wollhaaren umfassen die Cuticulazellen die ganze Peripherie des Haares, an dickeren nur einen Teil derselben. Daraus resultiert nach Nathusius die irrtümliche Ansicht, der auch Sticker beipflichtet, dafs sich die feinen Wollhaare aus wenig grofsen Zellen, die groben dagegen aus vielen kleinen Zellen aufbauten, und dafs die Form der Cuticulazellen für die Wollarten charakteristisch sei. Im Bereich der Zwiebel ist ersichtlich, dafs die Cuticulazellen ziemlich lang sind und sich mehrfach überdecken.

Die Wollhaare sind im allgemeinen marklos, doch kommen Spuren von Mark in Form einzelner Inseln selbst bei Merinowollhaaren vor. Die Wolle englischer Schafrassen ist häufig in der Nähe der Spitze markhaltig. Solange durch das Mark die Rindensubstanz nicht wesentlich beeinträchtigt wird, ist ein Nachteil für die technische Verwendung damit nicht verbunden. Die langen Wollhaare der Heidschnucke haben eine Dicke von 20—70 μ. Die feinen Haare sind fast marklos. Die dicken besitzen einen Markzylinder von 50—60 μ. Es ist also der gröfsere Querschnitt lediglich auf Rechnung des Markes zu setzen. Die Markzellen sind grofs (10—15 μ), rundlich (nach Sticker charakteristische Form) und (bei der Heidschnucke) 1—5 zeilig angeordnet.

Der Glanz der Wolle ist nach Nathusius lediglich durch den Wollschweifs — fettes Sekret der Schweifs- und Talgdrüsen, bis 60 % des Schurgewichtes — bedingt, welcher die Wolle vor äufseren Einflüssen schützt. Bei ungenügender Menge verwittert die Wolle, sie wird „kreidig". Nach der Entfettung ist ein Unterschied im Glanz nicht mehr feststellbar.

Die Wolle edler Wollschafe erscheint felderweise gruppiert. Man bezeichnet dies als Stapelbildung. Sie wird bedingt durch Bindehaare, welche die parallel verlaufenden Wollhaare durchkreuzen. Auf senkrechten Hautschnitten trifft man neben Längsschnitten auch Quer- und Schiefschnitte von Haarwurzeln; letztere gehören den Bindehaaren an. Strukturunterschiede bestehen nicht. Die Haar- und Mischwollschafe sind einem periodischen Haarwechsel besonders im Frühjahr unterworfen.

Bei den edlen Wollschafen findet ein kontinuierlicher Wollwechsel statt, was aus dem Umstand hervorgeht, dafs viele Wollhaare einer Schur natürliche Spitzen besitzen, und dafs in Hautschnitten Kolbenhaare nicht selten anzutreffen sind. Die zackige Vollwurzel ist mit den Zellen der Wurzelscheide innig verzahnt, was einen langen Bestand des Beethaares vermuten läfst. Auf Flächenschnitten der Haut erscheinen die Wollhaarwurzeln zu Gruppen vereinigt, welche aber bei weitem nicht so scharf bindegewebig abgegrenzt sind als die Haargruppen des Schweines oder der Fleischfresser. In der Mitte der Gruppen findet sich meist eine kleine Arterie. Zwischen den Gruppen liegen in der Tiefe weite Schweifstubuli. Ganz oberflächlich gehen die Gruppen in Bündel über, indem eine Anzahl von Haarbalgtrichtern in eine weite Mündung zusammenfliefsen. Die weiten und tiefen Haarbalgtrichter sind von einem vielschichtigen Epithel ausgekleidet, dessen Hornzellen sich zwischen die einzelnen Haare des Bündels einlagern. Die äufsere Wurzelscheide, von der oft rudimentären Talgdrüse nach abwärts, wird an Dicke von der inneren Wurzelscheide meist übertroffen, welche an starken Haaren bis 20 μ beträgt. Die Scheidencuticula besitzt sehr kleine Kerne. Die Huxleysche Schicht ist im unteren Abschnitt 2—3 zeilig.

Die Mm. arrectores der Wollhaare sind oft schwer auffindbar; dagegen besitzen die Deckhaare oft Muskeln von 60—80 μ Stärke.

Die Wollhaare besitzen meist zwei kleine rundliche, ungelappte Talgdrüsen, die mit weitem Gange in den Balg münden. An stärkeren Haaren finden sich oft sehr umfangreiche, zusammengesetzte Drüsen.

Die Schweifsdrüsen sind denen des Rindes sehr ähnlich. Die gewundenen Sekrettubuli, welche gröfstenteils unter dem Niveau der Haarzwiebeln liegen, haben eine Weite von 70—250 μ. — An nicht gut fixierten Präparaten erscheinen sie häufig kollabiert. Die weiten Abschnitte besitzen ein plattenförmiges Epithel, die engeren ein zylindrisches mit hohen senkrechten Kernen. Dem Cuticularsaum liegen meist Sekrettropfen an. Die eigene Drüsenmuskulatur ist gut entwickelt; an manchen Stellen scheint sie zweischichtig zu sein. Zwischen den Muskelfasern verlaufen hohe Leisten der bindegewebigen Glashaut (Färbung nach v. Gieson).

Die Ausführungsgänge münden mit weiten, von der Epidermis aus-

gekleideten Trichtern, die meist mit der Balgmündung konfluieren. Unter dem Trichter verengern sie sich auf ca. 6 μ mit nur 2 μ Lumen, um dann rasch in die weiten Sekretionstubuli überzugehen. An der bewollten Haut sind die Schweifstubuli sehr weit. Ihnen liegt zweifellos die Bildung des Fettschweifses ob; denn die Talgdrüsen sind hier nur rudimentär. An behaarten Hautstellen sind die Schweifstubuli enger, die Knäuelbildung tritt deshalb deutlicher hervor.

Behaarte Teile des Kopfes: Haare 30—80 μ stark, steilgestellt, einzeln mündend, starke Rindenschicht, Haarwurzeln nicht oder nur wenig gebogen, tiefliegend, Papille spindelig ausgezogen. Talgdrüsen grofs, weit nach abwärts reichend, z. T. rosettenförmig angeordnet; Schweifsdrüsen schöne Knäuel bildend. An der Oberlippe finden sich jederseits vier deutliche Reihen von Sinushaaren; an der Unterlippe sind Sinushaare unregelmäfsig zerstreut.

Nacken (dreijähr. Bock): Haut 3 μ dick, Wolle 20—60 μ stark; Haarwurzeln sich durchkreuzend. Talgdrüsen bis 300 μ lang (Homologon zur Brunstfeige?), Schweifsdrüsen mäfsig entwickelt.

Seitenbrustwand (Schaf Merinokreuzung): Haarwurzeln stark verbogen, Bündel von fünf bis zehn Wollhaaren. Talgdrüsen ca. 50 μ lange einfache Säckchen. Schweifsdrüsen sehr weit.

Schenkel aufsen: Stärkere Wollhaare meist einzeln stehend; sonst wie vorstehend.

Schenkel innen: Coriumoberfläche sehr uneben. Haare einzeln, dünn, Talgdrüsen grofs, traubig, Schweifsdrüsen mäfsig entwickelt.

Fesselgelenk dorsal: Haare kräftig, einzeln stehend, Talgdrüsen mäfsig entwickelt.

Besondere Erwähnung verdienen folgende, als Schmiergruben zusammengefafste drüsenreiche Hautpartien:

Tränengrube — Fossa infraorbitalis, eine ca 1 cm tiefe Hauteinstülpung vor dem medialen Augenwinkel zeigt spärliche feine Haare, in deren Bälge grofse zusammengesetzte Talgdrüsen münden. Sie bilden eine Drüsenschicht von 1—2 mm. Unter dieser liegen mäfsig weite Knäueldrüsen, die gegen den Rand der Einstülpung an Gröfse und Anzahl zunehmen. Das Sekret der Drüsen, eine zähflüssige klare Masse, bildet durch Vertrocknung einen gelben schmierigen Belag.

Mammartaschen oder Inguinalfalten seitlich vom Euter. Die Epidermis ist durch ein starkes Stratum corneum und mortificatum ausgezeichnet, welches von gelben fetten Sekretkrusten überlagert ist. Die feinen spärlichen Härchen besitzen mäfsig grofse Talgdrüsen. Die Knäueldrüsen sind mächtig entwickelt, bilden eine über millimeterdicke Drüsenschicht, deren mikroskopisches Bild dem eines cavernösen Körpers ähnelt.

Klauensäckchen, Sinus cutaneus ungularum, liegen in der Tiefe zwischen beiden Kronbeingelenken. Sie haben tabakspfeifenartige Form, sind 18—20 mm lang, in der Tiefe 8—10 mm breit, an der Mündung 2—4 mm. (Tempel.)

Die Subcutis bildet eine besondere bindegewebige Hülle um die Säckchen.

Die feinen Härchen auf der inneren Oberfläche sind gegen die Mündung gerichtet. Gegen den Grund nehmen die Haare ab.

Die Säckchen sind mit einer ungefärbten, trüben, schmierigen und klebrigen Masse gefüllt von schwach saurer Reaktion.

Die Talgdrüsen, welche in der gesamten Zwischenklauenhaut gut entwickelt sind, besitzen im Klauensäckchen eine Länge von ca. 0,3 und eine Breite von 0,08 μ. Zwei bis vier münden zwischen mittlerem und oberem Drittel in den Haarbalg.

Die Knäueldrüsen sind mächtig entwickelt, zusammengesetzt, ihr Epithel oft mehrschichtig; sie bilden ein 2—3 μ dickes Drüsenstratum. Die Sekretschläuche sind 60 μ, die Ausführungsgänge 20—25 μ weit. Sie münden trichterartig in Haarbälge oder an die Oberfläche des Säckchens. Die eigene Drüsenmuskulatur ist gut entwickelt. Die kubischen Epithelzellen lassen eine dunkle feinkörnige Aufsenzone und eine helle Innenzone mit gröfseren, weniger dicht liegenden Granula unterscheiden. Auf die Innenzone folgt ein Streifen heller Zellsubstanz und dann der Cuticularsaum. Die ovoiden Kerne sind sehr basalständig. Pigment nie vorhanden. Im tätigen Zustand sind die Zellen keulenförmig gegen das Drüsenlumen vorgeschoben, die Zonen sind verwischt, der Kern ist in der Mitte. Es befindet sich nur immer ein Teil der Zellen jeder Drüse in Tätigkeit (Tempel).

Über die Entwicklung der Wollhaare liegen in der Arbeit Stickers vereinzelte Angaben vor. Nach diesen und den Arbeiten Knitl's*) läfst sich Nachstehendes mitteilen:

*) Zurzeit noch nicht veröffentlicht.



Mit dem Ende der 13. Woche treten an Ober- und Unterlippe, den Lidern und Brauen die ersten Haare auf. Die Schweifsdrüsen sind zu dieser Zeit schon durchweg ziemlich grofs, reichen aber nicht ganz bis zur Haarwurzel. Dicke 55 μ, Ausführungsgang 22 μ. 16—17 Wochen alte Föten sind vollständig behaart. Bei einem 18 Wochen alten Merinofötus ist die Wolle vom Genick bis zum Schultergelenk gekräuselt. Die Wollhaare zeigen bereits Bündelstellung Mit 21 Wochen ist das ganze Wollkleid gekräuselt. Föten von 9—10 cm Steifs-Scheitellänge zeigen Haarkeime in der drei- bis vierschichtigen Epidermis am Kopf, aber noch nicht an den übrigen Körperteilen. Fötus von 16 cm (80 Tage). Haarzapfen am Kopf mit noch rundlichen Schweifsdrüsenanlagen. Am übrigen Körper erstes Auftreten der Haarkeime. Fötus von 20 cm. Stirn: 140 μ lange Haarzapfen, Schweifsdrüsen ca. 100 μ, solid. Talgdrüsenausbuchtung deutlich. An der Lippe Bulbuszapfen. Am übrigen Körper 60—100 μ lange Haarzapfen ohne Drüsenanlage. Fötus von 24—25 cm. Stirn: 250 μ lange Bulbuszapfen. Die Papille erhebt sich. Schweifsdrüse bis zum Balggrund, Sinushaare der Lippe auf dem Scheidenhaarstadium. Bulbus pigmentiert. Am übrigen Körper noch Haarzapfen. Fötus von 27—28 cm. Stirn: Scheidenhaare im Durchbruch Haarkanal abgebogen. Schweifsdrüse in der Entwicklung zurückgeblieben. Am übrigen Körper Bulbuszapfen oder auch Scheidenhaare.

Die Haut der Ziege ist dicker, fester und elastischer als die des Schafes. Die fast geraden, ziemlich langen Haare haben eine durchschnittliche Dicke von 60—80 μ. Daneben finden sich an vielen Körperstellen Flaumhaare von 6—20 μ (zum Teil feiner als Schafwolle). Die Deckhaare stehen einzeln, während die Flaumhaare meist zu Bündeln vereinigt sind. Der Markgehalt der Deckhaare beträgt durchschnittlich ein Drittel des Haarquerschnittes. Die kräftigen Barthaare und die Lanugo sind marklos. Die Haarscheide ist sehr dünn, das Balgepithel niedrig. Die Haarwurzel ist nur wenig abgebogen. Die Schweifsdrüsen stimmen in ihren Formverhältnissen mit denen des Schafes überein, sind aber viel weniger entwickelt. Der gewundene Schlauch reicht etwas unter die Haarzwiebel.

An der Ventralfläche des Schwanzes, in der Umgebung des Afters und der Vulva, in der Zwischenklauenhaut bilden die Schweifsdrüsen zum Teil sehr umfangreiche Knäuel. In die vereinigten Bälge eines Lanugobündels mündet der Ausführungsgang einer Schweifsdrüse in Form eines spiralig gedrehten Trichters. Die Talgdrüsen sind besser entwickelt als beim Schaf. Eigentümliche Talgdrüsen mit langen verzweigten Ausführungsgängen finden sich zwischen den Barthaarwurzeln am Kehlgang des Ziegenbockes. Auch die Zwischenklauenhaut besitzt grofse Talgdrüsen.

Der Haarwechsel scheint bei der Ziege ein periodischer und vollkommener zu sein, da man im Frühjahr fast nur Kolbenhaare vorfindet.

Die Haut des Schweines wurde zuletzt von Flatten (Dissertation 1896) eingehend untersucht. Ihre zahlreichen Eigentümlichkeiten harren aber gröfstenteils noch einer wissenschaftlichen Klarlegung. Bemerkenswert sind die grofsen Verschiedenheiten des feineren Baues bei den einzelnen Rassen. Das Corium ist am stärksten und grobfaserigsten beim Wildschwein, am schwächsten beim englischen Schwein.

Beim einzelnen Individuum ist das Corium am stärksten am Kopf, besonders am Rüssel, am Nacken und am ventralen Halsrand, im übrigen richtet sich die Dicke der Haut an den verschiedenen Körperregionen nach den allgemeinen Regeln.

Die Dicke der Cutis (Corium und Epidermis) schwankt beim Wildschwein zwischen 1,5—3 mm, beim veredelten Landschwein zwischen 1—2 mm, beim englischen Schwein zwischen 0,6—1,6 mm*). Die an Fettgewebe reiche Subcutis — Panniculus adiposus —, Speck, ist beim Wildschwein sowie beim englischen

*) Genauere Mafsangaben über die Dicke der Haut an den einzelnen Körperregionen bei verschiedenen Rassen finden sich in der Arbeit von Flatten.



Schwein vom Corium — Schwarte — scharf abgegrenzt. Beim polnischen Landschwein liegt dem Panniculus adiposus eine fast 3 mm dicke bindegewebige Faserschicht auf. Von dieser treten senkrechte Züge in das Corium ein und begrenzen dabei mikroskopisch sichtbare Fettläppchen. Nach Flatten stellt dies eine auf das Corium übergreifende Bildung von Fettgewebe dar.

Die polyedrisch abgeplatteten Fettzellen der Subcutis erreichen beim englischen Schweine eine Gröfse von 0,17 mm; beim Wildschwein sind sie am kleinsten. Das die Fetträubchen umhüllende Bindegewebe nimmt mit der Veredlung der Schweine an Zartheit zu. Bei alten Zuchtschweinen verdickt sich das Bindegewebe der Subcutis derjenigen Körperseite, auf der sie zu liegen pflegen, zu einer schwieligen Masse, die ohne Grenzlinie in die Cutis übergeht.

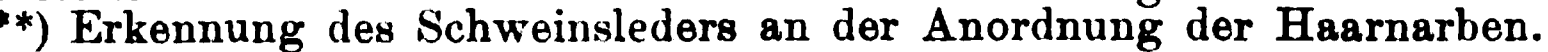
Der Bau des Coriums entspricht der allgemeinen Regel. Ein Papillarkörper wird von den Autoren nur der Rüsselscheibe eingeräumt, doch zeigen auch andere Regionen, z. B. Damm, Zwischenklauenhaut u. a. einwandfreie Papillen. Die elastischen Fasern fallen an Orceinpräparaten durch grofse Zartheit und Feinheit des Maschenwerkes auf. Dasselbe ist unter der Epidermis und in der Umgebung der Haarbälge am dichtesten. Die tiefer liegenden, gröberen Bindegewebsfasern des Stratum reticulare sind von stärkeren elastischen Fasern durchsetzt.

Die Epidermis zeigt ein 2—6 schichtiges Stratum plasmaticum (Malpighi). Sie ist nach Flatten am Rücken dünn, an den Aufsenflächen der Schenkel dick, mit deutlichem Stratum granulosum und lucidum, desgleichen an Stellen mit gutentwickelten Coriumpapillen. Über den hohen Papillen der Rüsselscheibe sind die Epithelzellen säulenartig angeordnet. Interzellularräume und Interzellularbrücken treten deutlich hervor. Stratum granulosum und Stratum lucidum nicht vorhanden. Dichtigkeit und Beschaffenheit der Behaarung ist je nach der Rasse sehr verschieden. Während das Wildschwein und viele Kulturrassen ein dichtes Haarkleid besitzen, sind einige englische und chinesische Rassen fast kahl. Das stärkste Haarkleid in bezug auf Dichtigkeit und Stärke der Borsten findet sich bei allen Schweinerassen auf dem Rücken, an den Seiten und an den lateralen Flächen der Extremitäten. Dünngesäte feine Borsten finden sich an Unterbrust, Bauch und an den medialen Schenkelflächen *). Die Borsten stehen bei allen Schweinerassen in Gruppen zu dreien, und zwar läfst sich ein Haupthaar und beiderseits davon je ein Nebenhaar unterscheiden **). Das Haupthaar besitzt eine gröfsere Breite als die Nebenhaare (ca. 5 : 4), und sein Haarbalg reicht bis in die Grenzschicht zwischen Corium und Subcutis oder sogar noch tiefer.

Der Querschnitt der Borsten ist rundlich oder abgerundet kantig (Wildschwein). Die Borsten des Wildschweines sind ganz gerade, die des polnischen Schweines sind schwach gebogen, die der englischen und meisten Landschweine sind annähernd halbkreisförmig gekrümmt. Die Borsten des kraushaarigen ungarischen Schweines sind in 2—4 Windungen spiralig gedreht. Die edleren Schweinerassen besitzen feine Borsten mit starkem Glanze.

Die Spitzen der meisten ausgewachsenen Borsten sind geteilt, beim englischen und deutschen Landschwein in 2—4, beim ungarischen meist in 5, beim Wildschwein in zahlreichere Äste, die selbst wieder gespalten sein können. Am Widerrist und Rücken sind die Spaltungen am stärksten.

Neben den gewöhnlichen Deckborsten findet sich beim Wildschwein und dem kraushaarigen ungarischen Schwein ein feines gekräuseltes, markloses oder markhaltiges Unterhaar (Flaumhaar), das besonders am Genick und am Rücken sehr reichlich ist.



*) In Flattens „Untersuchungen über die Schweinehaut“ finden sich zahlreiche Messungen der Längen und Breiten der Borsten und Markzylinder verschiedener Körperstellen und Schweinerassen tabellarisch zusammengestellt.

**) Erkennung des Schweinsleders an der Anordnung der Haarnarben.



Flatten fand in allen jungen Borsten einen Markzylinder, in älteren kann er von der Wurzel ab bis zur halben Länge fehlen (Eble, von Nathusius). Dies stimmt bis zu einem gewissen Grad mit den Verhältnissen bei den übrigen Haustieren überein, bei welchen ebenfalls kürzere oder längere Zeit vor der Entstehung der Vollwurzel, die den Haarausfall einleitet, nur mehr Rindensubstanz, aber keine Marksubstanz mehr gebildet wird. Das Mark enthält immer Luft und erscheint deshalb bei durchfallendem Lichte schwarz. Auf dem Querschnitt ist es sternförmig. Die unregelmäfsigen zackigen Markzellen liegen je nach der Dicke des Markes in wenigen oder zahlreichen Reihen nebeneinander und beherbergen die Luft in ihren Interzellularräumen. Die Dicke des Markzylinders beträgt ca. ein Drittel der Haardicke. Die Rinde ist somit dicker als an den meisten Haaren anderer Tiere, was die Festigkeit und Elastizität der Borsten erklärt.

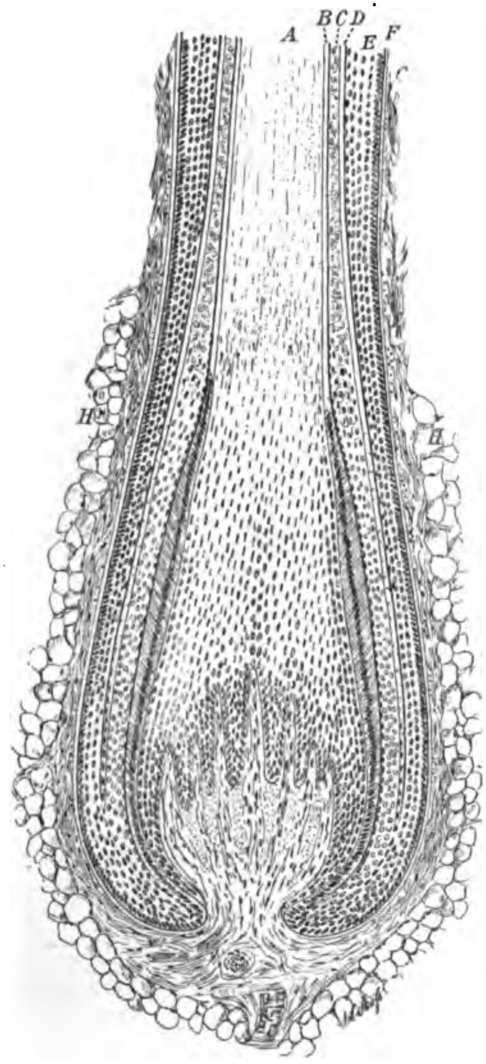


Fig. 153. Längsschnitt durch die Mitte einer Borstenzwiebel der Kehlhaut.
A. Borste (ihre Zwiebel sitzt einer scharfbegrenzten zusammengesetzten Papille auf, in welcher sich längs- und querverlaufende Bindegewebszüge unterscheiden lassen), *B.* Borstencuticula (im Bereich der Zwiebel einen breiten Saum hoher, schmaler, kernhaltiger Zellen bildend), *C.* Huxleysche Schicht der Borstenscheide, *D.* Henlesche Schicht, *E.* äufsere Wurzelscheide, *F.* Glashaut, *G.* bindegewebiger Haarbalg, *H.* Fettgewebe.

Nach Harms befindet sich kein Mark, sondern nur lufthaltige Rindensubstanz im Zentrum der Borsten. Eble (1831) vermutet Röhrchen in der Rindenschicht der Borsten. Nach Gurlt zeigt die sich teilende Borste in jedem Ast Rinde und Mark. Eine Abbildung Flattens zeigt dasselbe. Die geteilten Spitzen des Unterhaares eines Wildschweines schienen mir für diese Angaben zu sprechen; es wäre aber noch der Beweis zu liefern, dafs die Markzellstränge allseitig von Rindensubstanz umgeben sind.

Die Richtigkeit der fraglichen Tatsache vorausgesetzt, müfste die Borstenpapille sekundäre Papillen besitzen, über deren Spitzen Markstränge sich bildeten. Danach suchend fand ich tatsächlich solche Papillen von scharf begrenzten Konturen, aber nur in beschränkter Anzahl (s. Fig. 153). Die meisten Borstenpapillen sind breit, mit langausgezogener Spitze; diese letztere erweist sich häufig aus mehreren Bindegewebszügen bestehend, zwischen welchen einzelne Epithelzellen sich einsenken. Ähnliches scheint Flatten beobachtet zu haben, denn er sagt: die

Papillenspitze geht in die Markzellen über. Es scheint aus dem Zusammentritt der sekundären Papille eine einheitliche Papillenspitze hervorzugehen. Dies würde die Spaltung der Borstenspitze bis zu einer bestimmten Länge histologisch erklären. Auch der sternförmige Querschnitt des Markstranges (Flatten) und der vermutungsweise als röhrig bezeichnete Bau der Borste (Eble) wäre damit in Zusammenhang zu bringen. Zu bemerken ist, daſs die Papillen fötaler Scheidenhaare durchweg einfach sind.

Das Pigment der Rindenschicht verhält sich wie bei anderen Tieren.

Die Cuticulazellen zeigen ein eigentümliches Verhalten. Sie überdecken sich bis auf eine schmale Randzone. Infolgedessen ist die Haarcuticula sehr breit, und die seitliche Begrenzungslinie ist sehr fein gezahnt. Dieses Verhältnis tritt am deutlichsten hervor, soweit die Cuticulazellen noch kernhaltig und unverhornt sind (s. Fig. 53).

Die Grenzlinien der Zellen umgeben die Borsten in Schraubentouren von ca. 25—30° Steighöhe (Flatten).

Die Scheidencuticula besteht aus kleinen, schwer nachweisbaren Zellen.

Die Huxleysche Schicht ist auffällig breit, besonders über der Verhornungszone der Borste, wo sie aus 3—5 Reihen polyedrischer Zellen besteht. Gegen das obere Ende der Haarscheide wird sie ein- bis zweireihig. Kerne sind durchweg nachweisbar.

Die Henlesche Schicht ist verhältnismäſsig breit. Ihre rasch verhornenden Zellen erscheinen in Flächenansicht an Eisenalaunhämatoxylinpräparaten als lang gestreckte Polygone, die groſse Lücken zwischen sich lassen.

Fig. 154. Flächenschnitt durch die Grenzzone zwischen Corium und Subcutis der Rückenhaut eines Landschweines. *A.* Haarzwiebel und Wurzelscheiden einer Hauptborste (die Zwiebeln der Nebenborsten liegen nicht mehr in der Schnittebene), *B.* Schweiſsdrüse, *C.* Fettgewebe, *D.* Bindegewebe, welches die Borstengruppe nebst Drüsen unterscheidet.

Die Zellkerne der gutentwickelten äuſseren Wurzelscheide liegen in regelmäſsigen Längsreihen und zeigen zentralwärts keine auffällige Abplattung. Die ziemlich breite Verhornungszone liegt auch hier unter der Talgdrüsenmündung.

Das untere Ende des bindegewebigen Haarbalges ist meist von Fettgewebe umgeben. — Die Borsten der Rüsselscheibe und der Kehlgangswarze (3—5 cm hinter dem Kinnwinkel) sind Sinushaare.

Die Mm. arrectores pilorum sind meist sehr kräftig (ca. 40 μ dick, gegen 10—15 μ beim Pferd).

Die Talgdrüsen sind beim Wildschwein am stärksten entwickelt, weniger beim Bakonyer und den deutschen Landschweinen. Es finden sich meist zwei gegenüberliegende Drüsen von mehr oder weniger flaschenförmiger Gestalt. In der Dammgegend sind sie so klein wie an den Sinushaaren, dagegen an der

Zwischenklauenhaut $^1/_2$—1 mm grofs. Beim englischen Schwein findet sich nach Flatten keine Spur einer Talgdrüse.

Die Schweifsdrüsen liegen an der Grenze zwischen Corium und Subcutis im Niveau der Borstenzwiebeln oder auch noch tiefer.

Bei den Bakonyern bilden die Schweifstubuli einen grofsen Knäuel dichtgedrängter Windungen, der durch Bindegewebe zusammengehalten wird. Beim polnischen Schwein ist der Knäuel lockerer, der Sekretionsschlauch weiter. Beim englischen Schwein ist der Knäuel derart aufgelockert, dafs zwischen den einzelnen Windungen Fetträubchen liegen. Der Drüsenschlauch zeigt einen unregelmäfsigen welligen Verlauf.

Dem Wildschwein sollen die Schweifsdrüsen vollständig fehlen*).

Nach Flatten liegen der Glashaut des sekretorischen Drüsenabschnittes äufserlich Muskelzellen auf, eine eigene Drüsenmuskulatur zwischen Epithel und Glashaut hat er jedoch nicht beobachtet. An feinen Schnitten, mit Eisenalaunhämatoxylin und nach van Gieson gefärbt, ist letztere aber stets nachweisbar; dagegen dürfte bezüglich der äufseren Muskulatur eine Verwechslung mit Bindegewebskernen einer 50—70 μ dicken Tunica propria vorliegen.

Der sekretorische Teil des Schlauches hat einen Durchmesser von 80—100 μ, der Ausführungsgang von 20 μ. Letzterer mündet besonders bei den borstenarmen englischen Schweinen häufig direkt an die Oberfläche.

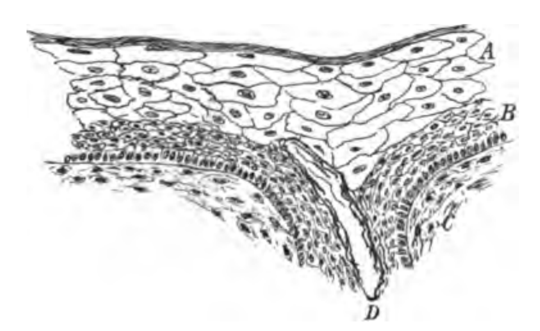


Fig. 155. Schnitt durch die Nackenhaut eines 18 cm langen Schweifsfötus.
A. Epitrichium, *B*. Epidermis, *C*. Corium, *D*. Haarkanal.

Die gröfsten Drüsenpakete finden sich am Mittelfleisch (3:1,7 mm) und an der Zwischenklauenhaut (2—3 mm). Neben den gewöhnlichen Drüsenknäueln sind hier noch scharf begrenzte tiefer liegende vorhanden, deren Tubuli einen geringeren Querschnitt besitzen und wahrscheinlich verästelt sind. Sie dienen wohl als Ersatz für die fehlenden Klauensäckchen anderer Paarzeher.

In die Karpaldrüsen, die blindsackförmigen Hauteinstülpungen an der medialen Fläche der Karpalgelenke, münden zahlreiche zusammengesetzte Knäueldrüsen mit eigener Drüsenmuskulatur, deren Schlauchquerschnitte ca. 50 μ betragen, gegen 70—80 μ der benachbarten Tubuli, die auf die Oberfläche der Haut münden.

Zusammengesetzte tubulöse Drüsen liegen ferner in der Propria der Rüsselscheibe und in der von Flatten aufgefundenen (aber noch nicht beschriebenen) „Kinndrüse“.

Am Eingang in den Nabel-(Vorhaut-)Beutel finden sich sehr grofse, bis 1 mm im Querschnitt messende Talg- und Schweifsdrüsen vor. Die Talgdrüsen bestehen aus zahlreichen Acini, die nur durch schmale Bindegewebszüge voneinander getrennt sind, und welche weite Lumina besitzen. Die Keimzellen sind frei von Fett, aber schon in der zweiten Zellage finden sich Fettröpfchen, die in den folgenden Schichten konfluieren, so dafs die Drüsenzellen gegen das Lumen zu das Bild eines kleinzelligen Fettgewebes bieten. Die in Fettgewebe eingelagerten Knäueldrüsen zeigen eine starke Erweiterung der unregelmäfsig ausgebuchteten Tubuli, die von einem niederen kubischen Epithel ausgekleidet sind. Der Beutel selbst besitzt eine Propria mit hohen dichtgestellten fingerförmigen Papillen und zahlreichen Lymphfollikeln, aber keine Drüsen. Äufser-

*) Bis auf die Rüsselscheibe wurden alle Körperregionen von Flatten untersucht.

lich ist der Beutel von quergestreiften Muskelfasern umzogen. Das Epithel ist fast $^1/_2$ mm dick, davon kommen ca. 250 μ auf das Stratum profund. und ebensoviel auf das Stratum corneum. Das Stratum granulosum umfafst 4—6 Zellreihen. Noch die letzten Hornzellen sind kernhaltig.

Systematische Untersuchungen über die Entwicklung der Schweinshaut liegen zurzeit nicht vor. Hautpräparate verschieden alter Schweinsföten lassen eine Abweichung vom Entwicklungsschema der übrigen Haustiere nicht erkennen. Sinushaare in der medialen Hautwarze des Kehlganges zeigen bereits bei Beginn des Scheidenhaarstadiums einen Blutsinus des Haarbalges. Das Epitrichium, jene fötale Erstlingsepidermis, die infolge unvollständiger Verhornung eine grofse Dehnbarkeit ihrer Zellen bewahrt hat, überzieht in einer Dicke von ungefähr 70 mm die ganze Oberfläche des 18—22 cm langen Schweinefötus, um beim Durchbruch der Haare in toto abgehoben zu werden. Nur das Faultier zeigt unter den Säugetieren ähnliche Verhältnisse. Bei den übrigen Tieren wird das Epitrichium schuppenweise abgeworfen.

Die Haut des Hundes *) zeigt je nach Rasse und Haltung die weitgehendsten Differenzen in ihrer Dicke. Für die einzelnen Körperregionen eines Individuums gelten die allgemeinen Regeln. Die Oberfläche des Coriums ist reich an Leisten, besonders bei Tieren mit spärlicher Behaarung (Brandt).

Die Haare stehen in Bündeln, lassen aber auch eine Gruppenstellung deutlich erkennen, und zwar ist die Freihaargruppe vorherrschend; bei manchen Rassen findet sie sich fast ausschliefslich.

An Schrägschnitten durch die Haut, die die Haarwurzeln möglichst senkrecht treffen, ist folgendes zu beobachten:

In der Tiefe finden sich die Querschnitte der Haarzwiebeln von 2—3 Stammhaaren (Haupthaar und Nebenhaare der Dreihaargruppe). Etwas höher oben liegen der unteren Wand dieser Haarbälge zahlreiche, bis 20 kleinere, durch zirkuläre Bindegewebsfasern scharf begrenzte Haarbälge an, die um so kleiner sind, je weiter sie von den Stammhaarbälgen entfernt sind. Häufig bilden diese Beihaarbälge 3—4 undeutliche Reihen. Weiter oben wird nun die Gesamtgruppe durch 2—3 zwischengelagerte Talgdrüsen zerklüftet und diese Zerklüftung wird durch zirkuläre Bindegewebsfasern noch stärker hervorgehoben. Mit der Mündung der Talgdrüse in den Haarbalg des Stammhaares konfluieren mit diesem auch die Bälge der Beihaare — ungefähr in der Mitte der Wurzel —, so dafs wir nun eine Gruppe von meist drei durch Bindegewebe kreisförmig umschlossener Haarwurzelbündel haben, deren jedes aus der Wurzel eines kräftigen Stammhaares und einer Anzahl verschieden starker Beihaarwurzeln besteht. Der Raum zwischen den Wurzeln ist durch die Zellen der bereits zersplitterten inneren Wurzelscheiden und durch Drüsensekret erfüllt. Die drei Haarbälge der Gruppe, die aufser dem Stammhaar 6—12 Beihaare umschliefsen, münden dicht nebeneinander, so dafs die ganze Dreibündelgruppe ein Bündel von 10—30 Haaren zu sein scheint. Auf Längsschnitten in der Strichrichtung der Haare erscheinen die Beihaare meist orgelpfeifenähnlich der unteren Wand des Stammhaarbalges angelagert. Die Wurzeln verlaufen schwachbogig. Über der Zwiebel ist häufig eine Knickung zu beobachten. Bei manchen Hunderassen (kraushaarig) überkreuzen sich die austretenden Haare eines Bündels. Stamm- und viele Beihaare sind markhaltig. Das Mark kann ein- und mehrzeilig sein und $^1/_3$—$^5/_6$ und mehr des Haarquerschnittes betragen. Die Cuticularänder stehen deutlich, oft splitterig vor. Das Pigment scheint immer körnig zu sein.

Talg- und Schweifsdrüsen finden sich bei allen Hunderassen vor. Erstere sind bei den kurz- und rauhhaarigen, letztere bei den lang- und feinhaarigen Rassen relativ besser entwickelt. Die Talgdrüsen stellen häufig keulenförmige, gewundene Alveoli dar, die durch einen langen gemeinsamen Gang in

*) Sämtliche Angaben über die Haut des Hundes von Jefs mögen für das einzige von ihm untersuchte Individuum zutreffend sein, im allgemeinen sind sie falsch.



den Balg eines Bündels münden; oft (Dachshund u. a.) weicht ihre Form von den Talgdrüsen anderer Haustiere nicht wesentlich ab. Meist sind zwei Drüsenmündungen in jedem Stammbalg nachweisbar. Die bestentwickelten Talgdrüsen finden sich an den Lippen, an der Dorsalseite des Rumpfes und an der Unterbrust. Die Schweifsdrüsen können bei dichtbehaarter Haut sehr schwach auffindbar sein, und es ist möglich, dafs sie bei einzelnen Rassen auf embryonaler Stufe verharren. Meist (Rattenfänger, Griffon, Dachshund, Leonberger, Pinscher) sind sie aber in allen Teilen der Haut nachweisbar. Die Mündung der Schweifsdrüse findet trichterartig in den Haarbalg statt, ca. 300 μ von der Oberfläche.

Der Trichter geht in einen engen (17 μ), gestreckt verlaufenden, von einem deutlich zweischichtigen Epithel ausgekleideten Ausführungsgang über von nur 250—300 μ Länge. Dieser geht meist unter einer scharfen Biegung oder Schleifenbildung in den Sekretionsgang über, welcher, 50 μ weit, stark geschlängelt (wie ein überbogiges Wollhaar) an der unteren Balgwand bis zur Stammhaarwurzel oder etwas darüber hinaus nach abwärts zieht. In einzelnen Fällen (Rücken vom Dachshund) entfernt sich die Schweifsdrüse unter spitzem Winkel vom Haarbalg. Das niedrige, kubische Epithel läfst ein weites, mit geronnenem Sekret erfülltes Lumen frei. Eine eigene Muskulatur ist stellenweise sicher vorhanden, im ganzen aber schwach entwickelt. Dafür sind die Arrectores pilorum durchweg kräftig und stark verästelt. — Im Nasenspiegel finden sich zusammengesetzte Schweifsdrüsen. Kormann nennt ihn drüsenfrei. Die Schweifsdrüsen der Lippen bilden kleine Knäuel. In der Dammgegend findet sich eine 2—3 mm dicke Drüsenschicht, die aus grofsen, verästelten, tubulösen Drüsen besteht mit zahlreichen alveolären Ausbuchtungen nach Art der Reservoirdrüsen des Afters. In die Analbeutel münden weite verzweigte Knäueldrüsen.

In der massigen Subcutis der Zehen- und Sohlenballen finden sich knäuelförmige Schweifsdrüsen zerstreut eingelagert, deren nicht verengte Ausführungsgänge sich durch die dicke Epidermis als gewundene Kanäle fortsetzen ohne eigene Wandung (Fig. 146). Die Propria der Zehen- und Sohlenballen zeigt hohe zusammengesetzte Papillen. Die mehrere Millimeter dicke Epidermis, in der die früher besprochenen Schichten als breite Zonen hervortreten, erhebt sich kegelförmig über den Papillen.

Die Haut der Katze ist durch dichtes Gefüge der Bindegewebsfasern und infolgedessen durch grofse Festigkeit ausgezeichnet.

Die Gruppen- und Bündelstellung der Haare verhält sich ähnlich wie beim Hund, nur sind die Bündel der einzelnen Gruppenhaare mehr isoliert. Die Arrectores sind sehr kräftig.

Die Stammhaare besitzen ein mehrzeiliges Mark, das der zahlreichen (5—12) Beihaare ist einzeilig. Die Interzellularräume des Schaft- und eines Teiles des Wurzelmarkes sind mit Luft erfüllt. Der Markstrang erscheint dadurch schwarz punktiert, bezw. schwarz mit regelmäfsigen hellen Querlinien. Die Stammhaare sind 40—50, die Beihaare 12—20 μ stark. Sie verlaufen schwach bogig und ziemlich parallel. Die Cuticula verhält sich wie beim Hundehaar. An der Oberlippe finden sich bei der Katze wie beim Hunde vier Reihen starker Sinushaare.

Die Talgdrüsen sind im allgemeinen klein. An der Unterbrust und am Bauch sind sie einfach, halbkugelig.

Am Rücken und an der Seitenbrustwand münden 2—3 mehrlappige Talgdrüsen in einen Stammhaarbalg.

Grofse Talgdrüsen finden sich am Oberkiefer, am Präputium und an der Schwanzwurzel dorsal. Von ganz kolossaler Entwicklung sind sie am Kinnwinkel.

Die Schweifsdrüsen sind nur am Unterkiefer, an den Lippen, den Sohlen- und Zehenballen und am After gut entwickelt, in der übrigen Haut sind sie sehr schwer nachweisbar. (Chodakowski beschreibt sie, nach Bonnet fehlen sie.)

Wir fanden sie in fast allen Hautpartien. Sie reichen bis zur Stammhaarzwiebel. Der Sekretionsgang ist eng, wenig geschlängelt, beträgt ca. ein Drittel der Gesamtlänge. Der Ausführungsgang ist stark verjüngt, die Mündung in den Balg erweitert sich trichterförmig.

Backmund (Stöhr) stellte fest, dafs neben jedem Haarbalg eine Schweifsdrüsenanlage auftritt. Alle Schweifsdrüsen münden in Haarbälge. Sie reichen nicht bis zur Haarwurzel. Das untere Ende des Schlauches ist kolbig aufgetrieben, nach aufwärts verjüngt er sich und geht allmählich in den Ausführungsgang über. Die Beihaare besitzen keine besonderen Drüsen.

Die Entwicklung der Stammhaare und Drüsen zeigt nach **Backmund** bei den Carnivoren keine wesentlichen Eigentümlichkeiten. Über die Entwicklung der Beihaare fehlen nähere Angaben.

Horngebilde der Haut.

Hierher rechnen der Huf, die Kastanie, der Sporn des Pferdes, die Klauen, Afterklauen und Hörner des Rindes, des Schafes und der Ziege; endlich die Krallen der Fleischfresser *).

Sie stellen die Hornschichten (Stratum corneum) circumskripter Epidermisabschnitte dar, denen ein gut vaskularisiertes Corium **) mit starkentwickeltem Papillarkörper zugrunde liegt. Durch letzteren wird einerseits die Kontaktfläche zwischen Oberhaut und Lederhaut eminent vergröfsert (Pferdehuf ca. 1 qm) und dadurch die Ernährung der gefäfslosen Epidermis und deren Befestigung auf der Lederhaut sehr begünstigt, anderseits den Zellen des Stratum germinativum Lagerverhältnisse gegeben, welche Form und Kohärenz der sich bildenden Hornmassen bedingen.

Allgemeine Betrachtung. Das Corium wird an einigen Stellen durch die mehr oder weniger massive Subcutis auf der Unterlage — Sehnen, Knorpel — befestigt; wo letztere aus Knochen besteht, vertritt das Corium zugleich die

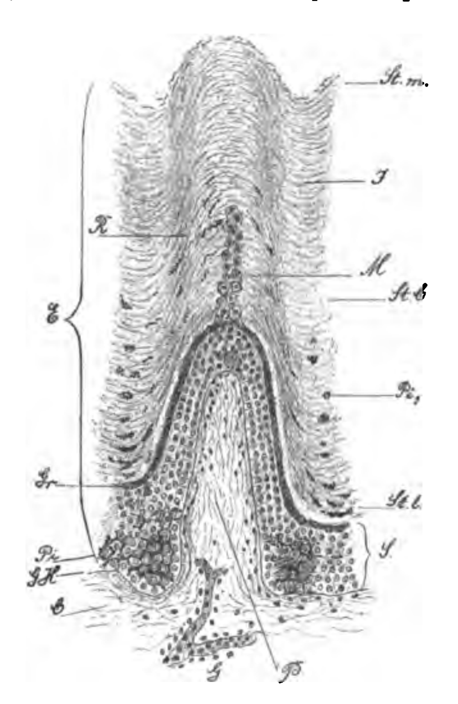


Fig. 156. Einfache Sohlenpapille vom Hund mit zugehöriger Epidermis. Vergr. ca 200.
P = Papille, *C* = Corium, *GH* = Glashaut, *E* = Epidermis, *S* = Stachelzellenschicht, *Gr* = granulierte Schicht, *Stl* = Stratum lucidum, *Stc* = Stratum corneum, *Stm* = Stratum mortificatum, *R* = Rinden-, *M* = Markschicht der suprapapillären Epidermis, *I* = interpapilläre Epidermis, *Pi* = Pigment in der tiefsten Lage der Stachelzellenschicht *S*, Pi_1 = Pigmentkörnchengruppen in der Hornschicht.

*) In der makroskopischen Anatomie werden als Hufe, Klauen, Hörner die Horngebilde samt den von ihnen eingeschlossenen Weichteilen und knöchernen Grundlagen definiert. Hier handelt es sich nur um den der Cutis homologen Abschnitt dieser Körperteile.

**) Durch die häufig noch gebrauchte Bezeichnung Matrix statt Corium wird der Homologie der Horn- und Cutislederhaut nicht Rechnung getragen, ferner die irrige Vorstellung erweckt, dafs die Horngebilde Produkte dieser Matrix seien, während die Bezeichnung „Matrix“ nur auf die ernährende Funktion der Lederhaut Bezug nimmt. Andere Autoren bezeichnen logisch richtig das den Haarpapillen wie der Hornlederhaut aufliegende Stratum basale (germinativum) als Matrix. Wieder andere (Stöhr, Rauber) bezeichnen als Matrix unguis den Coriumfalz samt Stratum germinativum. Ein Grund mehr, das Wort Matrix ganz fallen zu lassen und statt Matrix ungulae (Martin) Corium ungulae, und statt Matrix im Sinne der produzierenden Epithelschicht Stratum germinativum zu sagen.

Stelle des Periosts (Stratum periostale). Das bindegewebige Faserwerk des Coriums ist derb und grobmaschig verflochten. Das Stratum reticulare ist stets durch Gefäfsreichtum ausgezeichnet und wird deshalb auch als Stratum vasculosum bezeichnet.

Fig. 157. Schema der Hornröhrchen. Vergr. ca. 130.
C = Corium, P = Papillen, G = Gefäfse, E = Epidermis, S = Stachelschicht, R = Rindenschicht der suprapapillaren Epidermis, M = Markschicht derselben, $R + M$ = Hornröhrchen oder Hornsäulchen mit verhornter Rindenoberfläche R_1, I = interpapillare Epidermis, Zwischenhorn.

Den wichtigsten Abschnitt bildet das Stratum papillare. Der Papillarkörper besteht aus verschieden langen, oft zottenartigen, einfachen oder zusammengesetzten Papillen oder blättchenartigen Coriumerhebungen, den Lederhautblättchen.

Die Gefäfsschlingen in den Papillen bedingen ein rotes Aussehen der Lederhaut, was zu der unpassenden Bezeichnung Fleischhaut (Fleischkrone, Fleischblättchen, Fleischsohle usw.) führte*).

An allen Hautpartien mit hohen Coriumpapillen zeigt die suprapapilläre Epidermis säulen- oder röhrchenförmigen Bau; so finden wir an den Sohlen und Zehenballen der Fleischfresser kurze Hornröhrchen, die basal die kannelierten Papillen umfassen, über denselben grofse Markzellen enthalten**).

Die der Mantelfläche der Papille aufsitzenden Epidermiszellen sind in einem spitzen Winkel zur Papillenachse gestellt, ebenso die ihnen entstammenden höheren Zellagen, welche konzentrisch geschichtet und fest ineinander geprefst eine Scheide um die Papille bilden, welche sich durch steten Nachschub vom Stratum basale her verlängert. Die äufseren Zellen sind stets mehr oder weniger verhornt. Die der Papillenspitze aufsitzenden Stachelzellen werden durch diese Scheide vor Druck geschützt, sie bleiben eine Strecke weit saftig, um dann unvollständig zu verhornen und als axialer Teil das „Mark" des „Hornröhrchens" zu bilden.

Die interpapilläre Epidermis, deren Stratum germinativum zwischen den Papillen dem Corium aufliegt, schiebt sich zwischen den Röhrchen und in Verbindung mit deren peripheren Zellen vor

*) In bezug auf Huf und Klaue läfst sich die Fortführung dieser Bezeichnung in der neuen Veterinäranatomie aus praktischen Gründen rechtfertigen (vergl. Martin). Für die Krallen wäre sie zu missen, wie auch das gleichwertige Corium der Hörner nicht damit belegt ist.

**) Auch die verhornten Papillen der Rinds- und Katzenzunge zeigen ähnlichen Bau.

und vereinigt sie so zu einem zusammenhängenden Ganzen. Die Längsachsen der Zwischenhornzellen kreuzen sich mit den Längsachsen der Hornröhrchenzellen. An der Wandfläche des Hufes, der Klauen und Krallen finden sich längsverlaufende Coriumblättchen. Die ihre Oberfläche bedeckenden Zylinderzellen sind spitzwinklig gegen ihren freien Rand und gegen ihr unteres Ende geneigt. Die Stachelzellschicht bildet nur eine oder zwei Lagen stark abgeplatteter Zellen mit langgepreſsten Kernen, welche ohne Zwischenstufen in Hornzellen übergehen. Diese stellen, verschmolzen mit denselben Zellen der gegenüberliegenden Wand, ein Hornblättchen dar, welches somit zwischen zwei Lederhautblättchen eingelagert ist.

Die starke Abplattung und schnelle Verhornung der Stachelzellen an den Seitenflächen der Blättchen kommt zum Teil auf Rechnung des Gegendruckes der gleichwertigen gegenüberliegenden Zellen. Über den freien Rändern der Blättchen fällt dieser Druck weg; hier ist, wenigstens während der Entwicklung, die Stachelzellschicht in einem auf dem Querschnitt dem Blättchenrand kappenförmig aufsitzenden Bezirk umfangreicher; die weit gröſseren Zellen mit ovalen Kernen zeigen gegen die Verhornungszone zahlreiche Granula (Fibrillenquerschnitte) in ihrem reichlichen Protoplasma (Kappen, Kunsien)*).



Fig. 158. Schnitt durch die Zehenwand der 35 mm langen Rinderklaue (nach Kunsien). Vergr. ca. 135. *fb* = Coriumblättchen, *hb* = interlaminare Epidermis oder Hornblättchen, *Kp* = Kappen oder supralaminare Epidermis, *grz* = granulierte Zellen, *zkpz* = die (verhornten) Zwischenkappenzellen, *HS* = Hornschicht der laminaren Epidermis.

Der Huf des Pferdes.

Er umfaſst den Hornschuh sowie die ihm zugrunde liegende Huflederhaut.

Die Huflederhaut wird nur an einzelnen Regionen durch eine Subcutis auf der Unterlage befestigt, nämlich an der Krone, wodurch diese eine gewisse Verschieblichkeit aufweist, an der Wand, soweit diese den Hufbeinknorpeln und der Strecksehne aufliegt, am Strahl und an den Ballen. Sie ist durchweg derber als die der allgemeinen Decke und reich an elastischen Fasern.

Wo die Subcutis fehlt, wird die dem Knochen aufliegende Schicht der Lederhaut als Stratum periostale bezeichnet. Sie geht ohne scharfe Grenze in das von gröſseren Gefäſsen durchsetzte Stratum vasculosum über. Die Gefäſsschicht, welche in der Kronen- und Sohlenhaut besonders gut entwickelt ist, ist durch ein reichliches elastisches Fasernetz ausgezeichnet. — Die oberflächlichste

*) Es ist üblich, die zwischen den Lederhautblättchen gelegenen Hornblättchen als „interlaminare Epidermis“, die Kunsienschen Kappen als „supralaminare Epidermis“ zu bezeichnen. Dies ist nur in topographischer Hinsicht richtig. Wenn die über der Mantelfläche der Papillen produzierten Hornröhrchen als „suprapapillär“ bezeichnet werden, so stellen die auf der Oberfläche der gleichwertigen Lederhautblättchen produzierten Hornblättchen supra- und nicht interlaminare Epidermis dar. Interlaminare Epidermis kommt bei Bildung der Hornblättchen überhaupt nicht in Betracht.

Schicht, aus feinen, dichtgefügten Bindegewebsfasern bestehend, bildet den Papillarkörper — Stratum papillare et phyllodes.

Nach Lage und Verschiedenartigkeit des Baues zerfällt die Huflederhaut in Saum-, Kronen-, Wand-, Sohlen- und Strahllederhaut, über welchen der Hornsaum nebst Glasur, Röhrchenschicht der Wand, Blättchenschicht der Wand, Hornsohle und Hornstrahl produziert werden.

a) Die Saumlederhaut, welche in einer Breite von ca. 1/2 cm die Verbindung der Kronlederhaut mit dem Corium der allgemeinen Decke herstellt, zeigt schwach kannelierte, ca. 1 bis 2 mm lange Papillen, deren Spitzen stumpfwinkelig nach abwärts gebogen sind, wodurch sie einen den Kronpapillen parallelen Verlauf bekommen. Die Räume zwischen den Papillen sind bedeutend weiter als an der Kronlederhaut. Breite und Höhe der Papillen sind sehr wechselnd.



Fig. 159. Längsschnitt durch den Zehenteil des Kronwulstes; natürliche Gröfse.
a) Haarlederhaut, b) Saumlederhaut, c) Kronlederhaut, d) Wandlederhaut, e) Hornsaum, f) Kronhorn (Röhrchenschicht der Wand), g) Hornblättchen.

Die Epidermis der Saumlederhaut stellt das Saumband des Hufes dar. Das Stratum spinosum der interpapillären Epidermis zeigt grofse polyedrische Zellen mit deutlichen Interzellularbrücken. Die oben erwähnten gegenseitigen Lageverhältnisse der inter- und suprapapillären Epithelzellen sind hier sehr schön zu beobachten. In ca. halber Papillenhöhe liegt das Stratum granulosum der interpapillären Zellen; sie bildet eine mehrschichtige Zellage und setzt sich mantelförmig über die Papillenspitzen fort. Es verhornt also inter- wie suprapapilläre Epidermis unter Keratohyalinbildung. Wie stets bei reichlicher Keratohyalinbildung, so findet auch hier nur eine unvollständige Verhornung der Zellen statt. — Am Schnitte senkrecht zu den Hornröhrchen zeigen diese sehr verschiedene Durchmesser. Im Zentrum der Röhrchen finden sich blasige Markzellen. Die Rindenschicht wird von konzentrisch geschichteten Zellen mit leeren Kernhöhlen und Kernresten gebildet. Sie hebt sich nicht, wie an der Wand, vom Zwischenhorn scharf ab, sondern geht allmählich in dasselbe über. Die Zwischenhornzellen zeigen ebenfalls Kernhöhlen und Kernreste.

Während der eigentliche Hornsaum nur in einer Breite von 1/2 bis 1 cm das Wandhorn deckt, setzt sich eine bei neugeborenen Fohlen stets nachweisbare Lage abgeplatteter Zellen, die tiefsten Hornzellen, d. i. das Stratum lucidum, als sogenannte Glasur wechselnd weit nach abwärts fort. Gegen die behaarte Cutis geht der Hornsaum allmählich in die Oberhaut über, indem er sich einige Millimeter weit zwischen die Haare fortsetzt.

Aus dem Längsschnitt ist es ersichtlich, dafs der Hornsaum bestimmt ist, den scharfen Winkel, den die Oberfläche der Wand mit der Cutis bildet, auszugleichen. Die weiche, elastische Beschaffenheit des Saumhornes ist vorzüglich geeignet, die bei starker Dorsalflexion im zweiten und dritten Phalangengelenk notwendig eintretende Coriumknickung und Pressung unter dem scharfen proximalen Rand der Wand bedeutend abzuschwächen. Der Hornsaum zeigt deshalb auch an jener Stelle, wo diese Funktion vorzüglich in Betracht kommt, dem Zehenteil, die gröfste Breite. Gegen den Fersenteil des Hufes verbreitert sich der Hornsaum abermals, um das Ballenhorn zu bilden. Für den funktionellen Formwechsel der Ballen sowie für die Bewegung der Fersenwände ist die physikalische Eigenschaft dieses Übergangshornes

wieder von gröfster Bedeutung. Die histologischen Verhältnisse des Ballenhornes und seines Coriums decken sich mit denen des Saumhornes.

Der Saum ist, wie Zimmermann betont, zum Huf und nicht zur Cutis zu rechnen, wenngleich seine Abgrenzung gegen die Cutis eine weniger scharfe ist als gegen den Huf. Der Saum ist dem Nagelsaum des Menschen analog, aber nicht homolog (Z.). — Der Ansicht Bonnets, dafs der Saum persistierendes Eponychium sei, kann ich nicht zustimmen.

b) Kroncorium und Kronhorn. Die Kronlederhaut (Fleischkrone), welche vom Saumcorium durch einen Falz getrennt ist, besitzt eine Dicke von 1 bis 1 1/2 cm. Die reichliche Subcutis sowie das Stratum vasculosum beherbergen ein dichtes Venennetz und sind reich an elastischem Gewebe. Das Stratum papillare trägt 4—6 mm hohe Papillen, welche durch feine Längsleisten kanneliert erscheinen. Bisweilen enden letztere mit selbständigen Spitzen (Bonnet). Die Papillen sind besonders über den Blättchen der Wand in Reihen geordnet und nehmen nach aufwärts an Länge zu*). Eine kleine Arterie versorgt ein langmaschiges Kapillarnetz. Im feinfaserigen Bindegewebe finden sich häufig Pigmentzellen. —

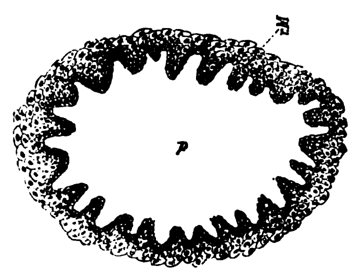
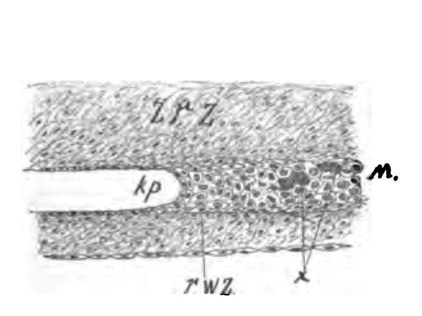


Fig. 160. Querschnitt durch den oberen Teil einer Kronenpapille des Pferdes.
p = Papille, rM = Stachelzellschicht der Epidermis. Vergr. 200. (Nach Kunsien.)

Das Kronhorn (Röhrchen- oder Schutzschicht der Wand) besteht aus den suprapapillären Röhrchen und dem interpapillären Zwischenhorn. Das obere Ende der Röhrchen umgibt die Papillen scheidenartig. Durch die Kannelierung der Papillen und der damit zusammenhängenden Oberflächenvergröfserung wird die Zahl der Keimzellen bedeutend vermehrt, was der Dicke der Röhrchenwandung zugute



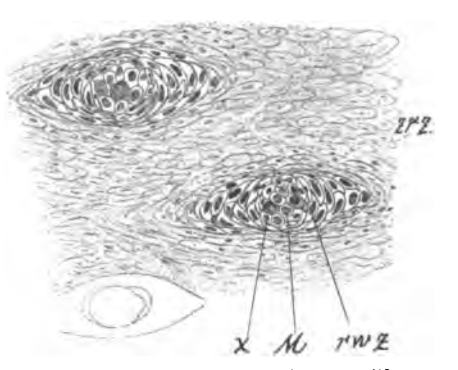


Fig. 161 und 162. Längs- und Querschnitt durch die Röhrchenwand vom 50 mm langen Hüfchen eines Pferdefötus (nach Kunsien). Vergr. ca. 200.
kp = Kronpapille, rwz = Röhrchenwandzellen, M = Röhrchenmark, x = degenerierende Zellen desselben, zrz = Zellen des Zwischenhornes. (Bonnet.)

kommt. Die innersten Stachelzellen sind bereits stark abgeplattet, um die Röhrchenlichtung gebogen und mit langgestrecktem Kern versehen. Ungefähr

*) Nach Bonnet sitzen häufig 3—6 Papillen reihenweise dem oberen Rande eines Blättchens auf. An normalen Hufen finden sich nie Papillen am freien Rande eines Blättchens, wohl aber bei chronischer Entzündung der Huflederhaut. Vogt hat diese Erscheinung als Beweis für die Bildung der Blättchen aus Papillen herangezogen.

auf halber Papillenhöhe tritt die Verhornung an den peripheren Röhrchenzellen auf, und zwar ohne Keratohyalinbildung. Sie heben sich bei entsprechender Färbung dann scharf von den angrenzenden Zwischenhornzellen ab. Die von der Papillenbasis stammenden Zellen, welche bei ihrer distalen Wachstumsverschiebung zu den peripheren Rindenzellen werden, sind stets stärker pigmentiert als die markwärts gelegenen Zellen. Über der Papillenspitze sind die Röhrchen von grofsen rundlichen Markzellen ausgefüllt, welche alsbald schrumpfen und degenerieren*).

Die Zellen des Zwischenhornes, welche an Querschnitten der Wand als längliche pigmentierte kernlose Gebilde die Räume zwischen den Röhrchenquerschnitten ausfüllen, verhornen ebenfalls ohne Keratohyalinbildung. Durch Färbung nach Gram läfst sich ein zierliches Hornfasernetz darstellen. Das innere, an die Blättchenschicht grenzende (nach Bonnet aus unverhornten Zellen bestehende) Zwischenhorn ist stets pigmentfrei. Es bildet am Tragrand die weifse Einfassung der sogenannten weifsen Linie.



Fig. 163. Horizontalschnitt durch die Hornwand und Wandlederhaut eines neu geborenen Fohlens. Vergr. ca. 20. (Bonnet.)
a) Glasur, *b*) Hornwand mit querdurchschnittenen Hornröhrchen (suprapapilläre Epidermis), *cc*) Hornblättchen, *dd*) Cutisblättchen.

c) Wandcorium und Blättchenhorn. Die Wandlederhaut besitzt, soweit sie dem Hufbein aufliegt, keine Subcutis. Ihre tiefste Schicht, das Stratum periostale, ist mit der rauhen Wandfläche des Hufbeines aufs innigste verbunden**). Die an das Hufbein herantretenden Faserzüge weisen nach Art des Faserknorpels Längsreihen von Knorpelfasern auf. — Zwischen den in der Längsachse des Hufbeines verlaufenden Haverschen Lamellen liegen ihnen Osteoblasten an. Sie gehen wahrscheinlich direkt in die Fasern der Spaltlamellen über.

Was den Verlauf dieser periostalen Faserzüge anlangt, so entspricht er vollständig der Zugrichtung des belasteten Hufbeines zur Hornwand. Die Fasern ziehen in einem Winkel von 45—50° zur Oberfläche des Hufbeines nach aufwärts, um in den Coriumblättchen zu enden. In der Mitte vereinigen sie sich zu gröberen Bündeln, zwischen welche ein dichtes Gefäfsnetz eingelagert ist — Stratum vasculosum. Elastische Fasern sind hier reichlich vorhanden (Fröhlich).

Die Oberfläche der Wandlederhaut — Stratum phyllodes — trägt dichtgedrängte längs- und parallelverlaufende Blättchen, die primären Cutisblättchen, welche durch tiefe Furchen voneinander getrennt sind. Am Zehenteil erreichen sie ihre gröfste Entwicklung; nach rückwärts

*) Bonnet beschreibt ferner zusammengesetzte Kronpapillen, über deren sekundären Papillenenden sich sekundäre Röhrchen bildeten. An normalen Hufen habe ich dergleichen nie gesehen.

**) Die Veränderungen des Hufbeines bei Strahlkrebs. Inaug.-Diss. von A. Fröhlich. Bern 1905.



nehmen sie an Länge und Breite ab. Auch der Eckstrebenteil trägt Blättchen, die sich gegen die Spitzen der Eckstreben allmählich verlieren. Die Blättchen beginnen schmal am unteren Rande des Kronwulstes resp. am Eckstrebenteile desselben, nehmen nach abwärts an Dicke ab, an Höhe ständig zu und enden am Sohlenrande, in eine Anzahl 4—5 mm langer Papillen auslaufend, deren Länge nach einwärts abnimmt. Die Gesamtzahl der Blättchen beträgt ca. 600 (Leisering).

Jedes Primärblättchen trägt an den Seitenflächen und am freien Rande, mit letzterem parallel laufend, ca. 100—120 Neben- oder Sekundärblättchen, deren Anwesenheit dem Querschnitt eines primären Blättchens ein für das Pferdegeschlecht charakteristisch gefiedertes Aussehen verleiht. Diese sekundären Blättchen verlieren sich gegen den Sohlenrand, indem sie immer niedriger werden. (Nach Bonnet laufen sie zum Teil in Papillen aus.)

Die Coriumblättchen als verschmolzene Papillen aufzufassen (Bonnet), dürfte sich in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht nicht empfehlen, da die Blättchen viel früher als die Papillen entstehen.

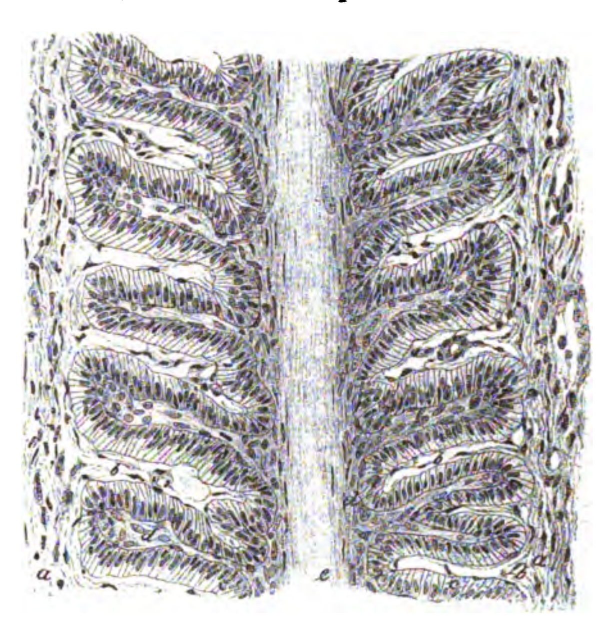


Fig. 164. Querschnitt durch Corium- und Hornblättchen der Zehenwand eines ausgewachsenen Pferdes. *a, a*) zwei Lederhautblättchen, *b, b*) sekundäre Lederhautblättchen, *c*) Stratum germinativum der Epidermis, *d, d*) Stratum spinosum, *c*) und *d*) stellen, soweit sie zwischen sekundären Coriumblättchen liegen, sekundäre Epidermisblättchen dar; aus ihren Zellen baut sich *e*) das (primäre) Hornblättchen auf.

Die auf der Oberfläche der Wandlederhaut produzierte Epidermis stellt die Blatt- oder Verbindungsschicht dar. In Gestalt der primären und sekundären Epidermisblättchen schiebt sie sich zwischen die entsprechenden Coriumblättchen ein. Das Stratum germinativum wird durch hohe Zylinderzellen gebildet, welche schräg nach abwärts gerichtet sind, und deren regelmäſsige Kernreihe die Epidermisgrenze markiert.

Das Stratum spinosum wird nur durch eine, höchstens zwei Zellreihen vertreten, die zwischen die beiden basalen Zellreihen eines sekundären Blättchens eingeschoben sind. Auch über den freien Rändern des sekundären Coriumblättchens finden sich höchstens zwei Zellen mit degenerierenden Kernen übereinander. Darauf folgt gleich das Stratum corneum, ein (primäres) Hornblättchen darstellend ohne Andeutung von Kernresten und Zellgrenzen *). Die gegen die freien Ränder der Coriumblättchen dicker werdenden Hornblättchen umgreifen diese, indem sie

*) Ein Stratum granulosum und lucidum (Bonnet) konnte ich niemals beobachten.

sich gabeln, und liegen ihnen so dicht an wie den Seitenflächen der Blättchen. Anders beim fötalen Huf, solange das Röhrchenhorn der Wand noch nicht gebildet ist und in pathologischen Fällen, wobei der Druck des Kronhornes aufgehoben ist (Rehhuf). Hier bildet das Stratum spinosum über dem freien Rand eines Primärblättchens eine umfangreiche Schicht, die demselben auf dem Querschnitt kappenartig aufsitzt. Die Zellen dieser „Kappen“ (Kunsien) sind zum Teil granuliert (Keratohyalin?). Von Zwischenkappenzellen kann nur beim fötalen Huf gesprochen werden, solange die primären Epithelblättchen noch unverhornt sind.

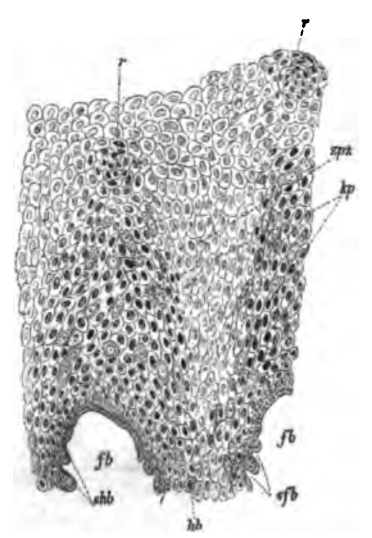


Fig. 165. Querschnitt durch die Blättchenschicht eines 50 mm langen Hüfchens aus dem unteren Teile der Zehenwand (nach Kunsien). Vergr. 200. Von den Hornblättchen ist nur die Basis, von den Lederhautblättchen nur der freie Rand gezeichnet. *r* = Röhrchen der Schutzschicht, *kp* = Kappenzellen (supralaminare Epidermis), *sps* = Zwischenkappenzellen (peripherer Teil der interlaminaren Epidermis), *fb* = Coriumblättchen, *sfb* = sekundäre Coriumblättchen, *hb* = Hornblättchen, *shb* = sekundäre Epidermisblättchen.

Da die Wachstumsrichtung der Wandepidermis eine vorwiegend distale ist, mufs die Dicke der Hornblättchen nach abwärts zunehmen. Auch die sekundären Epidermisblättchen werden stärker. Durch Dünnerwerden der entsprechenden Lederhautblättchen wird ihnen der nötige Raum verschafft. Die weifse Linie wird gebildet von den unteren Enden der Hornblättchen, die durch „Zwischenblättchenhorn“ verbunden sind. Letzteres besteht wieder aus Röhrchen- und Zwischenhorn, welches den Papillen am unteren Ende der Coriumblättchen entstammt. Durch dieses Zwischenblättchenhorn werden somit die Lederhautblättchen sohlenwärts gedeckt.

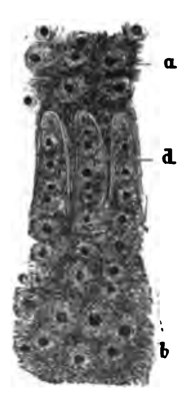


Fig. 166. Horizontalschnitt durch die weifse Linie eines neu geborenen Fohlens. Vergr. 30 (Bonnet.) *a*) innerer Teil der Schutzschicht, *d*) Hornblättchen, *b*) Hornsohle, *cc*) Zwischenblättchenhorn mit Röhrchen.

d) Sohlencorium und Hornsohle. Die Sohlenlederhaut besitzt, wie die Wandlederhaut, ein Stratum periostale. Dasselbe dringt aber weniger tief in das Hufbein ein. Das Stratum vasculosum ist stärker ausgebildet. Das Stratum papillare zeigt hohe Papillen, die gegen den Tragrand zu schräg gestellt und kanneliert sind. Die Längsleisten enden häufig mit selbständigen Spitzen, so dafs die Papillen als zusammengesetzt zu bezeichnen sind. Zwischen den höheren Papillen finden sich zahlreiche kleinere Erhebungen der Lederhaut. Gegen die Mitte der Sohle werden die Papillen kürzer und steiler.

Das Sohlenhorn besteht aus Röhrchen- und Zwischenhorn. Die Röhrchen sind entsprechend den Papillen von sehr verschiedenen Durchmessern. Häufig ist ein kräftiges Röhrchen von einem Kranze sehr dünner Röhrchen umgeben. Die Verhornungszone ist sehr ausgedehnt. Die Zellen zeigen in derselben ein blasiges Aussehen und besitzen meist noch rundliche Kerne. Das Exoplasma enthält ein dichtes Fasernetz, das, mit Eisenlack oder nach Gram gefärbt, scharf hervortritt. Die Peripherie der Röhrchen ist weniger scharf vom Zwischenhorn abgesetzt als an der Wand, was darauf zurückzuführen ist, dafs die Zylinderzellen, welche dem unteren Abschnitt der Papillen aufsitzen, nahezu senkrecht zur Papillenachse gelagert sind. In den verhornten Zellen lassen sich stets noch Kernreste nachweisen.

Die zuerst von Ercolani im Jahre 1861, später von Franck beschriebenen Drüsen des Strahlkissens wurden von Oswin Richter (1905) einer genaueren Untersuchung unterzogen. Danach stellen sie stecknadelkopfgrofse Drüsenpakete dar, welche in einer einfachen oder doppelten Lage unter dem Strahlcorium im Bereich der mittleren Strahlspalte sich vorfinden. Bei mikroskopischer Untersuchung erweisen sie sich als verästelte Knäueldrüsen, ähnlich jenen der Rüsselscheibe des Schweines. Die zylindrischen Drüsenzellen, in welchen Fettröpfchen nachweisbar sind, umgeben ein relativ weites Lumen. Subepitheliale Muskelzellen fehlen. Das Sekret wird als serös und fetthaltig bezeichnet. Der Ausführungsgang durchsetzt schwach geschlängelt das Corium und setzt sich als korkzieherartig gewundener Kanal durch den Hornstrahl fort. —

Sporn und Kastanie sind Cutisabschnitte, die im Bau ihrer bindegewebigen und epidermalen Teile eine grofse Ähnlichkeit mit der Sohle des Hufes aufweisen.

Die Klauen.

Die Klauenlederhaut stimmt im wesentlichen mit der Huflederhaut überein. Kron- und Saumpapillen sind glatt; ebenso fehlen sekundäre Blättchen an den Lederhautblättchen der Wand oder sind doch nur an den Firsten derselben angedeutet. Umgekehrt als beim Pferd sind bei den Wiederkäuern die Saumpapillen bedeutend länger (1,2—1,8 mm) als die Kronpapillen (0,1—0,6). Letztere nehmen von oben nach unten an Gröfse ab. Die glatten Wandblättchen beginnen wieder unter der Krone und nehmen gegen den Tragrand an Höhe zu. Die bedeutendste Höhe findet sich an den Blättchen der Zehen- und Seitenwand (ca. 2 mm) und an den Trachten (0,5—1 mm). Das untere Ende ist konvex abgerundet und trägt 5—15 Papillen, die aber auch fehlen können (Kunsien). Die Blättchen sind bedeutend schmäler (ca. 0,1 mm) und stehen dichter als die des Pferdes. Ihre Gesamtzahl ist deshalb auch gröfser. (Rind 1000 [Lungwitz], 12—1500 [Wysmann, Hohmann], Schaf 520—570, Schwein 400.)

Beim Rind ist an der äufseren Wand ein Eckstrebenteil angedeutet.

Die Sohlenlederhaut, deren Art der Abgrenzung gegen den Ballen hin noch endgültig festzustellen ist, besitzt in der vorderen Partie ein Stratum periostale; nach rückwärts schiebt sich zwischen Lederhaut und Beugesehne ein elastisches, fetthaltiges Gewebe ein. Senkrecht verlaufende Bindegewebszüge, die Sohlen- und Zehenballenretinacula, verbinden das Stratum papillare mit dem Stratum periostale. Die dichtgedrängten Sohlenpapillen des Rindes (30 auf 1 qmm) besitzen nur eine Länge von ca. 0,5 mm (Schaf und Schwein 0,1—0,2), während die häufig

zusammengesetzten Papillen des Ballens bis 1,5 mm lang sein können (Schaf bis 0,8 mm, Schwein 0,5—1,5).

Der Klauenschuh des Rindes besitzt einen Saum, welcher in Bau und Verhornung mit dem des Pferdes übereinstimmt. Die Hornwand zeigt gegen die Oberfläche deutliche, vom Zwischenhorn scharf begrenzte Röhrchen; gegen die Blättchenschicht zu werden die Röhrchen kleiner und undeutlich begrenzt. Die Hornblättchen nehmen von oben nach unten an Stärke zu. Die Zellen der Übergangszone sind bedeutend zahlreicher als beim Pferd. Die Granula dieser Zellen sind auf Querschnitte der Hornfibrillen zurückzuführen. Die Kappen über den Firsten der Coriumblättchen sind gegen die Sohle zu deutlich. Das Sohlenhorn besteht aus deutlichen Röhrchen mit drehrunden Lichtungen. Die Übergangszone des Zwischenhornes ist sehr ausgedehnt.

Der histologische Bau der Klauen der übrigen Paarzeher stimmt mit jenen des Rindes überein.

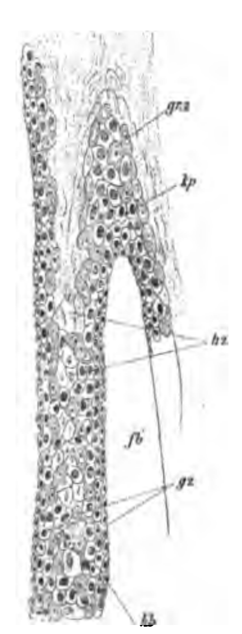


Fig. 167. Schräger Längsschnitt durch ein Hornblättchen in der Nähe der Basis desselben. Beginn der Verhornung (nach Kunsien). Vergr. 200. *kp* = Kappen, *hz* = Hornzellen, *grz* = granulierte Zellen, *hb* = Hornblättchen, *fb* = Cutisblättchen.

Die Krallen.

Die Krallen der Fleischfresser sind seitlich komprimierte und ventral gekrümmte Hornhülsen mit hakigen Spitzen. Die Cutis wird, indem sie sich in den Knochenfalz des Krallengliedes umschlägt, zur Krallenlederhaut. Sie liegt überall dem Knochen dicht an und bildet dessen Periost. Man kann Kron-, Wand- und Sohlenlederhaut unterscheiden. Ein Krallensaum ist in ähnlicher Weise ausgebildet wie der Epidermissaum an der Basis des menschlichen Nagels (Eponychium). Er gehört, wie dieser, zur Haarcutis und wird durch eine unpigmentierte dünne Hornschicht gebildet, welche vom Rande des Krallenfalzes auf die Krallenwand übertritt. Sie entsteht auf der zum Grunde des Krallenfalzes umbiegenden Lederhaut. Mit dem Saum des Hufes, der seines röhrigen Baues halber zum Hornschuh zu rechnen ist, hat er die relativ breite, keratohyalinreiche Übergangszone gemein.

Erwähnt sei noch, daſs in der Umgebung des Saumes groſse Knäuel- und Talgdrüsen münden (Homologon zum Klauensäckchen).

Die Kronlederhaut beginnt am Grunde des Krallenfalzes. Sie zeigt eine proximale Zone mit ca. 150—200 kleinen Papillen und eine distale, glatte, welche gegen den konvexen Krallenrand zu immer breiter wird und sich bis zur Spitze des Krallengliedes fortsetzt. Sie stellt den Rückenwulst der Krallenlederhaut dar. (Vergl. Fig. 168 a.)

Die Wandlederhaut liegt, durch den Rückenwulst in zwei Teile getrennt, zur Seite und am Rücken des Krallengliedes. Von der Grenze der Krone her unmerklich beginnend, geht sie nach unten und vorn in das Sohlencorium über. Die Wandlederhaut trägt kleine, rudimentäre Coriumblättchen, die, parallel der konvexen Krallenkrümmung verlaufend, sich nahe der Sohle in kleine Papillen auflösen.

Die Sohlenlederhaut liegt nach unten; sie trägt kleine schräg gestellte, nach rückwärts gröfser werdende Papillen, ca. 50 auf 1 qmm. An der Spitze des Krallengliedes bildet die Lederhaut seitlich komprimierte Erhöhungen, die sich in Zotten auflösen.

Je nach dem Bau der zugehörigen Lederhautregion kann man in der Hornkralle Hornröhrchen, Hornblättchen und Zwischenhorn nachweisen. Letzteres überwiegt an Masse beträchtlich.

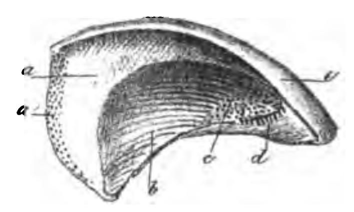


Fig. 168. Abgezogene Hundekralle in der Medianebene durchschnitten von innen. Vergr. 3. (Nach Siedamgrotzky.) a' und a) Kronabschnitt, b) Blättchenabschnitt der Krallenwand, c) innere Sohlenfläche mit den Öffnungen für die Papillen der Sohlenlederhaut, d) Hornsohle, e) Krallenrücken.

Den gröfsten Abschnitt der Hornkralle bildet die Krallenwand in Gestalt einer in der Mittellinie gekrümmten, hinten breiteren, nach vorne sich hakenförmig verjüngenden Hornplatte. Die äufsere Fläche ist glatt; die innere bildet den Abgufs der Kron- und Wandlederhaut mit dem Rückenwulst. Ihr hinterer Rand ist im Knochenfalz verborgen; die beiden unteren Ränder bilden geschweifte, gegen die Spitze konvergierende Kanten. Der dem Zehenteil der Hufwand entsprechende Rückenteil nimmt vom Krallenfalz gegen die Spitze ständig an Stärke zu.

Das Stratum spinosum, welches nur seitlich vom Rückenwulst eine gröfsere Dicke erreicht, geht ohne Vermittelung eines Stratum granulosum in die Hornschicht über. Beide sind nur im Gebiet der Kronpapillen undeutlich abgegrenzt. — Das Stratum corneum ist dicht geschichtet, fast homogen. Seine flachen Zellen stehen mit der Längsachse parallel der Krallenfläche. Um den Rückenwulst bilden die Zellen, konzentrisch geschichtet, einen förmlichen, an seiner unteren Seite geschlitzten Hohlkegel.

Die Hornsohle schliefst die Krallenwand, indem sie sich zwischen deren beiden Ränder einschiebt, nach unten ab. Das Sohlenhorn hat einen schwach röhrigen Bau.

Die Kralle der Katze ist in einen tieferen Knochenfalz eingelassen. Der Rückenwulst der Lederhaut besitzt eine knöcherne Grundlage. Krone und Wandlederhaut sind glatt, nur an der Sohle finden sich kleine Papillen. Der Krallenkörper ist seitlich stark komprimiert und stärker gekrümmt als beim Hund. Der Rückenteil der Kralle ist besonders kräftig; er läuft in eine scharfe Spitze aus. Die Hornsohle ist sehr reduziert. Sie zeigt keinen röhrigen Bau.

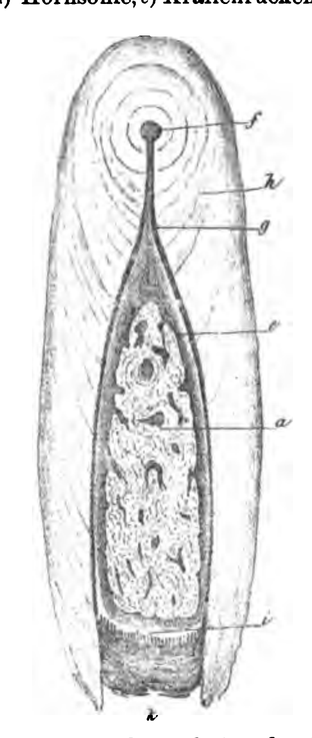


Fig. 169. Querschnitt durch die Katzenkralle nahe dem Ende des Rückenwulstes. (Nach Siedamgrotzky.) a) Körper der Phalanx, e) Wandlederhaut, f) Rückenwulst, g) Stachelzellschicht der Krallenwand, h) Hornschicht der Krallenwand, i) Sohlenlederhaut, k) Hornsohle.

Wachstum der Hufe, Klauen und Krallen. Das Wachstum der Hornwand der Hufe und der Klauen geht in der Weise vor sich, dafs sich die Hornröhrchen durch Vermehrung der den Kronpapillen aufsitzenden Keimzellen verlängern; gleichzeitig und im Zusammenhang mit den peripheren Zellen der Röhrchen, die von der Basis der Papille ihren Ausgang genommen haben, schiebt sich die von den Keimzellen zwischen den Papillenbasen Ursprung nehmende interpapilläre Epidermis vor. Es sind also die Zellen des Zwischenhornes mit den Hornröhrchen von Haus aus durch durchlaufende Hornfasern (Interzellularbrücken) verbunden.

Die Blattschicht, welche dicht unter der Krone ihren Anfang nimmt und deshalb von hier ab mit den tiefsten Lagen der Röhrchenschicht innig verbunden ist, wächst beim Pferd ebenfalls nach abwärts (Leisering). Das geht aus der Stellung der den sekundären Coriumblättchen aufsitzenden hohen Zylinderzellen deutlich hervor. Es ist ganz ausgeschlossen, dafs die vollständig verhornten Blättchen in peripherer Richtung sich zwischen die Röhrchen der sogenannten Schutzschicht einschöben und mit denselben organischen Zusammenhang gewännen (Kunsien, Bonnet). Ebenso unhaltbar ist die Theorie Vogts, nach welcher die „Fleischblättchen" ontogenetisch aus Kronpapillen hervorgehen sowie durch Umbildung von Hornröhrchen die „Grundformen" der Hornblättchen entstehen, welchen sich im weiteren Wachstum noch Hornzellen, von der Oberfläche der fertigen Blättchen stammend, anlagern sollen.

Den primären Hornblättchen werden ständig verhornende Zellen von den sekundären Epidermisblättchen aufgelagert. Deshalb nimmt ihre Dicke nach abwärts zu. Da sich die Hornblättchen über die Coriumblättchen hinaus nach abwärts schieben, so müssen die unter dem Lederhautblättchen entstehenden Spalträume geschlossen werden; dies geschieht durch Röhrchen und Zwischenhorn, welches über den Papillen produziert wird, welche am unteren Ende der Coriumblättchen beschrieben wurden.

Blättchen- und Zwischenblättchenhorn bilden am Tragrand die weifse Linie, welche die Sohle mit dem Tragrand verbindet.

Das Wachstum des Sohlen- und Strahlenhornes findet annähernd in der Richtung der Zehenachse statt nach dem Typus des Kronhornwachstumes.

Das Wachstum der Blättchenschicht der Klauen ist nach abwärts und auswärts gerichtet. Die zwischen den Coriumblättchen nach abwärts immer mehr hervortretenden Hornblättchen werden durch die verhornenden Kappenzellen zu einer zusammenhängenden Hornmasse verbunden, welche das Kronhorn sohlenwärts von der Blättchenschicht entfernt. Ein Durchwachsen des Kronhornes von der Seite der Hornblättchen findet auch hier nicht statt. Die Klauen der übrigen Paarzeher verhalten sich vornehmlich am Zehenteil wie beim Rind.

Die Kralle wächst von der im Krallenfalz liegenden Krone gegen die Krallenspitze. Dabei erfährt der Krallenrücken eine bedeutende Verdickung durch das Keimlager des Rückenwulstes, während von dem Epithel der Wandlederhaut nur eine sehr geringe Hornmasse zugebildet wird.

Die Entwicklung der Hufe und Klauen. Es liegen zahlreiche Beschreibungen einzelner Entwicklungsstadien vor, deren Altersbestimmungen aber unzuverlässig sind. Es läfst sich deshalb eine erschöpfende Darlegung der Entwicklung dieser Organe zurzeit nicht geben. Nach Dominik, Miller, Kunsien, Bonnet u. a. differenziert sich die mehrschichtige Epidermis an den Extremitätenenden des Pferdefötus in ihre einzelnen Schichten gegen Ende des zweiten Monats; gleichzeitig macht sich auch die Anlage der einzelnen Abschnitte des Hufes bemerkbar (Krone, Eckstreben, Strahl).

An 18—20 mm langen Hüfchen treten im Bereich der Zehenwand in einiger Entfernung von der Krone zuerst die primären Coriumblättchen auf. Bald darauf bilden sich auch sekundäre Blättchen und die ersten Papillen der Krone, während an der Sohle, und zwar vom Rande her, die ersten Papillen schon an 10 mm langen Hüfchen bemerkbar sind.

Das Erstlingshorn Peronychium oder Eponychium (Bonnet), dem Epitrichium der Cutis entsprechend, stellt eine weiche, unvollständig verhornte Epithelmasse dar, deren Zellen z. T. grofse Eleidintropfen enthalten. Es ist besonders massig an der Sohle vorhanden und bedingt dadurch die Kegelform des fötalen Hufes. Nach Bonnet stammt das Peronychium der Wand vom Saumband, weshalb er es entsprechend dem des Epithelsaumes des menschlichen Nagels als Eponychium bezeichnete. Während es sich über der definitiven Wand abschilfert, persistiere es oberhalb des Kronrandes als Hornsaum. Ein doppeltes Stratum granulosum im Bereich des Saumbandes spricht jedoch dafür, dafs der definitive Hornsaum dem darauf liegenden Erstlingshorn, Peronychium, nicht identisch ist, sondern, wenn auch diesem sehr ähnlich, doch eine sekundäre Epithelbildung darstellt, wie die übrigen Abschnitte des Hornschuhes. Das Peronychium (Eponychium Bonnets) der Sohle wird erst nach der Geburt abgestofsen, während das der Wand schon intrauterin sich abschilfert. Die Bildung des sekundären Hornes beginnt mit dem ersten Auftreten der Papillen und Blättchen. Das frühere Auftreten der Blättchen spricht entschieden gegen die Auffassung der Blättchen als

verwachsene Papillen. Die sekundären Blättchen würden dann auch nicht parallel dem freien Rande verlaufen.

Die Blättchen der Klauen treten bereits an 2—2½ μ langen Klauen, und zwar zuerst an den Seitenteilen der Wand, auf (Kunsien). Auch die Saumbandrinne erscheint früher als beim Huf an 6—8 mm langen Klauen. Das Peronychium der Wand ist an 18—20 mm langen Klauen deutlich vom Kronhorn geschieden.

Die Kronpapillen legen sich an der Rindsklaue viel später an als beim Huf (Klauen von 34—38 mm Länge). Beim Schaf treten Papillen und Röhrchen schon an 15 mm langen Klauen auf. An der Sohle beginnt die Verhornung bei 44 resp. 24 mm langen Klauen am vorderen Teil. Auch hier bildet sich ein gut entwickeltes, aber im Gegensatz zum Pferd schon vor der Geburt verschwindendes Eponychium der Sohle (Bonnet).

Ringe und Furchen an der Deck- und Schutzschicht der Wand entstehen nach Fambach durch rein lokale Blutdruckschwankungen in den beteiligten Abschnitten des Kronwulstes. (Akkomodationsringe, Konditionsringe, Haarwechselringe, Kapillarringe, Stauungsringe.)

Die Hörner.

Die Grundlage der Hörner bildet ein Knochenzapfen, welcher als Teil des Stirnbeines eine Ausbuchtung der Stirnhöhle enthält. Dieselbe ist von einer Fortsetzung der Nasenschleimhaut ausgekleidet, welche zugleich die Stelle des Periostes (Endost) vertritt. Äufserlich überzieht den Hornzapfen die Fortsetzung der Haarcutis als Hornlederhaut und Periost. Zahlreiche ein- und austretende Gefäfse befestigen dieselben sehr innig auf der rauhen Oberfläche des Knochens. Die Oberfläche des Horncoriums ist mit schlanken Papillen besetzt oder zeigt papillenbesetzte Leisten (rudimentäre Lederhautblättchen; Bonnet).

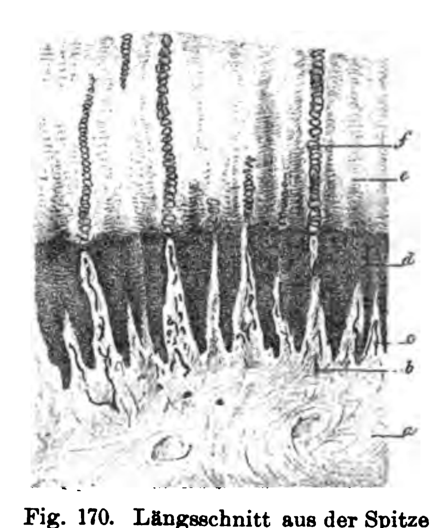


Fig. 170. Längsschnitt aus der Spitze des Hornes von einem drei Monate alten Kalbe an der Grenze zwischen Lederhaut und Hornscheide. Vergr. 300. (Nach Siedamgrotzky.) *a*) Hornlederhaut, *b*) Gefäfse derselben, *c*) Papillen, *d*) Körner- und Stachelzellschicht, *e*) Hornschicht, *f*) Markzylinder.

Am Grunde des Hornzapfens, wo sich eine mehr oder weniger ausgeprägte Crista coronalis befindet, erreichen die Papillen ihre höchste Entwicklung; an den Seitenteilen nehmen sie an Gröfse und Zahl ab, gegen die Spitze aber wieder zu.

An der Wurzel bilden die nach aufwärts umgebogenen Papillen nahezu inen rechten Winkel mit der Achse des Hornzapfens; gegen die Spitze stellen sie sich allmählich zu dieser parallel.

Die Hornscheide besteht entsprechend dem Bau der Lederhaut aus Röhrchen- und Zwischenhorn. Letzteres verhornt mit einer stark keratohyalinhaltigen Übergangszone — Stratum granulosum — bei Schaf und Ziege annähernd in halber Papillenhöhe: beim Rind fällt die Verhornungszone mit den Papillenenden zusammen (Siedamgrotzky).

Ein dem Saumband des Hufes homologes Saumband des Hornes (Epikeras der Hornkrone; Bonnet) wird von der an die Haarwurzel grenzenden papillentragenden Haarlederhaut gebildet. Es besteht aus

platten, leicht abschilfernden Hornzellen und reicht nur wenig über die Hornwurzel hinauf.

Die Hornröhrchen sind z. T. lufthaltig (Schaf), z. T. enthalten sie Markzellen wie im Huf. Mitunter ist dieses Mark durch kompakte Hornzellen unterbrochen (Siedamgrotzky). —

In den von den Papillen der Hornkrone produzierten Röhrchen, welche oberflächlich verlaufen, fehlt das Mark vollständig. Die Röhrchen sind von aufsen nach innen stark abgeplattet.

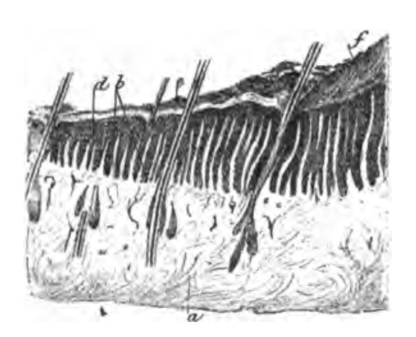


Fig. 171. Längsschnitt durch die Hornwurzel eines drei Monate alten Kalbes. Vergr. 1:2. (Nach Siedamgrotzky.)
a) Lederhaut, *b*) Coriumpapillen, *d*) granulierte Schicht, *e*) und *f*) Saumband des Hornes, *h*) Haare der allgemeinen Decke.

In den Hörnern des Rindes liegen die Hornröhrchen dicht aneinander, während bei Schaf und Ziege reichliches, mitunter lufthaltiges Zwischenhorn vorhanden ist, welches nicht immer scharf vom Röhrchenhorn abgesetzt ist.

Die Ringe und Wülste mancher Hörner kommen durch Vermehrung des Zwischenhornes zustande, welches die von der Krone produzierten Röhrchen verbindet. Die tieferen Hornmassen, welche von den höher gelegenen Coriumabschnitten produziert werden, zeigen diese Vermehrung des Zwischenhornes nicht, weshalb sich die Ringe der Hörner unserer Haustiere auf der inneren Oberfläche der Hörner nicht bemerkbar machen.

Die stabile Ringbildung der Schaf- und Ziegenhörner entsteht nach Fambach durch periodische Lage- und Gestaltveränderung des Coriums der Hornkrone. Die zufällig auftretende Ringbildung ist Folge von entfernt wirkenden Ursachen (Trächtigkeit, Futterwechsel).

Das Pigment der Hörner ist hauptsächlich im Zwischenhorn abgelagert. Es findet sich feinkörnig inter- und intrazellulär und verhält sich wie das Pigment der Haut.

Entwicklung. Der fötale Kopf zeigt bereits an den Stellen, wo sich nach der Geburt die Hornzapfen erheben, eine Verschmelzung der Lederhaut mit dem Periost und einen gröfseren Gefäfsreichtum. Noch vor der Geburt bedingt das verdickte hyperämische Periost eine gesteigerte Knochenbildung, wodurch die betreffenden Stellen des Stirnbeins als kleine Erhabenheiten sich fühlbar machen.

Die Cutis der Hornstellen verdickt sich, während die im Wirbel gestellten Haare spärlicher werden. Bald nach der Geburt tritt eine rasche Verdickung der Epidermis ein. Anfangs noch eine bröckelige, von Haaren durchsetzte Masse darstellend, dem Epikeras (Bonnet), nimmt sie mit der Entwicklung von Coriumpapillen an Umfang und Zusammenhang rasch zu. Mit dieser kutanen Hornentwicklung hält das Wachstum des Hornzapfens nicht gleichen Schritt, so dafs die stumpfkegelförmigen Hornbildungen eine Zeitlang auf der Unterlage verschieblich sind. Mit dem Weiterwachsen des hornigen Hohlkegels zerreifst der Epikerasüberzug; ein Teil desselben bleibt als Saumband erhalten. Das übrige schilfert sich allmählich ab und verleiht dem jungen Horn ein rauhes unebenes Aussehen. Nun beginnt auch der Hornzapfen auf dem Wege der periostalen Verknöcherung hervorzusprossen, wobei die ursprünglich sehr dicke, gefäfs- und saftreiche Lederhaut immer dünner und derber wird, bis er bei dem fast ausgewachsenen Tier den hornigen Hohlkegel nahezu ausfüllt. Die zwischen Hornzapfen und Hornscheide verbleibende Coriumschicht vermittelt das weitere Wachstum des Hornes, welches ein viel geringeres ist als das der Hufe und Klauen. Im höheren Alter tritt eine starke Rückbildung der Hornlederhaut ein, wodurch dem weiteren Wachstum des Hornes eine Grenze gesetzt ist.



Hörner ohne Hornzapfen kommen bei einigen Schafrassen vor. Sie bilden den Übergang von den gehörnten zu den ungehörnten Rassen. (Über die phylogenetischen Beziehungen der Hörner zu den Geweihen finden sich eingehende Mitteilungen in der Arbeit Fambachs: „Die Ringbildungen an den Hörnern der Cavicornier", Zeitschrift für Tiermedizin, 1898.)

Literatur zum Kapitel Epithelgewebe. Böhm und Davidoff, Lehrbuch der Histologie. 3. Aufl. 1903. — Cohn, Über Interzellularlücken und Kittsubstanz. Anat. Hefte. Bd. 5. — Ellenberger, Vergleichende Histologie der Haussäugetiere. 1887. — Ellenberger und Günther, Grundrifs der vergleichenden Histologie. 2. Aufl. 1901. — Flemming, Über Bau u. Einteilung der Drüsen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1888. — Flemming, Über Interzellularlücken des Epithels. Anat. Hefte. Bd. 6. — Fuchs, Über Beobachtungen an Sekret- und Flimmerzellen. Anat. Hefte. Bd. 25, Heft 3. — Foà, Über die feinere Struktur der geschichteten Plattenepithelien. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 55. 1900. — Gurwitsch, Studien über Flimmerzellen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 57. 1901. — Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904. — Heidenhain, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserigen Differenzierung. Anat. Anz. Bd. 16. 1899. — Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1898. — Jeleniewski, Zur Morphologie und Physiologie des Epithels des Nebenhodens. Anat. Anz. Bd. 24, Nr. 23. — Koch-Löwenthal, Epithelstudien am dritten Augenlide einiger Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63. 1903. — Kolossow, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes und die erhaltenen Resultate. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 52. — Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. — Leydig, F., Vaskularisiertes Epithel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. — Merk, Die Verbindung menschlicher Epidermiszellen unter sich. Monatshefte f. prakt. Dermatol. Bd. 38, Nr. 8. — Merk, Ludwig, Über den Bau der menschlichen Hornzelle. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 56. 1900. — Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. 1888. — Rauber, Anatomie des Menschen. 5. Aufl. — Sobotta, Atlas und Grundrifs der Histologie. 1902. — Sommer, Zur Kenntnis des Perikardialepithels. Arch. f. mikr. Anat. 1903. — Stöhr, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Wollhaares. Anat. Hefte. Bd. 23. 1903. — Stöhr, Lehrbuch der Histologie. 10. Aufl. 1903. — Tonkoff, Über die vielkernigen Zellen des Plattenepithels. Anat. Anz. Bd. 16. 1899. — Weidenreich, Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 56. 1900. — Zimmermann, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. 1898.

Literatur zum Kapitel Integumentum. Apolant, Über den Verhornungsprozefs. Arch. f. Anat. u. Physiol. Bd. 57. — Auburtin, Das Vorkommen von Kolbenhaaren und die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47, S. 472. — Backmund, Entwicklung der Haare und Schweifsdrüsen der Katze. Anat. Hefte v. Merkel u. Bonnet. Bd. 26, Heft 23. 1904. — Behn, Studien über die Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. — Bloch, Le pigment du système pileux et son origine. Bull. de la Soc. d'Antrepol. de Paris. T. 8 F. 6 p. 573. 1897. — Bonnet, Studien über die Innervation der Haarbälge der Haustiere. Morph. Jahrbuch. Bd. 4. 1878. — Bonnet, Über die glatte Muskulatur der Haut und der Knäueldrüsen. Bayr. ärztl. Intelligenzblatt. 1885. — Bonnet, Ellenbergers „Vergleichende Histologie". 1887. — Brandt, Über Hörner und Geweihe. Festschrift zum 70jähr. Geburtstag Leukarts. 1892. — Brandt, Das Leistensystem der Oberhaut beim Hunde. Monatsh. f. prakt. Dermatologie Bd. 21. 1895. — Brandt, Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Biol. Zentralbl. Bd. 20, Nr. 17. — Braun, Untersuchungen über das Tegument der Analöffnung. Inaug.-Diss Königsberg 1901. — v. Brunn, Zur Kenntnis der Haarwurzelscheiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895. — Burkard, Über die Hautspaltbarkeit menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. Heft 1. 1903. — Buzzi, Keratohyalin und Eleidin. Monatsschr. f. prakt. Dermatologie. Bd. 8. — Chodakowsky, Anatomische Untersuchungen über die Hautdrüsen einiger Säugetiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1871. — Dürst, Sur le développement des cornes chez les Cavicornes. Bull. du Museum d'Hist. nat. Nr. 3. 1902. — Ehrmann, Das melanotische Pigment und die pigmenthaltigen Zellen des Menschen und der Wirbeltiere. Mit 12 Tafeln. Bibliotheca med. D. II Heft 6. — Ellenberger, Vergleichende Histologie der Haussäugetiere. 1887. — Ernst, Über die Beziehungen des Keratohyalins zum Hyalin. Virch. Arch. Bd. 116. — Ernst, P., Studien über normale Verhornung mit Hilfe der Grammschen Methode. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. — Fambach, Die physiologische Ringbildung am Pferdehufe. Berliner Archiv. 1893. — Fambach, Die Ringbildung an den Hörnern der Cavicornier. Zeitschrift für Tiermedizin. 1898. — Flatten, Untersuchungen über die Haut des Schweines. Inaug.-Diss. Berlin 1894. — Gardiner, Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums. Inaug.-Diss. Erlangen 1884. — Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Bd. 1. 1898. — Gieselberg, Zur Kenntnis der Hautdrüsen der Säugetiere. Inaug.-Diss. Tübingen 1901. — Goette, Zur Morpholog. der Haare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 4, S. 273. 1868. — Graff, Vergleichende-anatomische Untersuchungen der Hautdrüsen der Haussäugetiere und des Menschen. Pflug, Vorträge f. Tierärzte. II. Serie. Heft 2. — Grofse, Über Keratohyalin und Eleidin und ihre Beziehung zum Verhornungsprozefs. Inaug.-Diss. Königsberg 1892. — Gurlt, Untersuchungen über die hornigen Gebilde der Menschen und Säugetiere. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys. 1836. — Gutenäcker, Die Hufkrankheiten des Pferdes. 1901. — Die Lehre vom Hufbeschlag. 1905. — Gutenäcker, Über Ring- und Furchenbildung an der Hornwand. „Hufschmied" 11. — Günther, Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugetierhaares. Inaug.-Diss. Berlin 1895, u. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft in Berlin. 1896. — Hausmann, Über Bau, Wachstum und Entw. der Krallen der Säugetiere. Diss. Leipzig 1898. — Herxheimer, Nachtrag und Berichtigung meiner Arbeit „Über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle." Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 54, Heft 2, S. 289. — Hoffmann, Über Talg- und Schweifsdrüsen. Inaug.-Diss. Tübingen 1898. — Hohmann, Untersuchungen über die Klauenlederhaut des Rindes. Monatshefte f. prakt Thkde. 1901. — Hosang, Unterschiede in der Haarstellung zwischen Ziegen- und Schafhaut. Deutsche Zeitschr. f. Tiermed. 1894. S. 333. — Jefs, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Haut der Haussäugetiere. Internat. Monatsschrift. f. Anat. u. Physiologie. Bd. 13. — Keibel, Ontogenie und Phylogenie von Haar u. Feder. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsg. Bd. 5, S. 619—719. — Keuten u. Zernecke, Über die Karpaldrüsen des Schweines. Zeitschrift f. Fleisch- u. Milchhygiene von Ostertag. Jahrg. 5, Heft 2. — Klingel, Über die Bedeutung der Hautbedeckung für die Kohlensäureausscheidung des Tierkörpers. Inaug.-Diss. Nürnberg 1893. — Kölliker, A., Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. 1. — Krakow, Die Talgdrüsen der Wangenschleimhaut. Inaug.-Diss. Königsberg. i. Pr. 1901. — Kromayer, Was sind die Ernstschen Keratingranula? Zentralbl. f. allgem. Path. u. path. Anat. Bd. 9, Nr. 11, 12, 18/19. — Ksjunin, Über das elastische Gewebe des Haarbalges der Sinushaare nebst Bemerkungen über die Blutgefäfse der Haarpapille. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 57. 1901. — Kuleveki, Die Hautarterien des Hundes. Anat. Anzeiger IV. — Kunsien, Über die Entwicklung des Hornhufes bei einigen Ungulaten. Inaug.-Diss. 1882. – Langer, Zur Anatomie und Physiologie der Haut. Sitzungsber. der kais. Akad. 1861. — Lederman, Über die Fettsekretion der Schweifsdrüsen an den Hinterpfoten der Katze. Arch. f. Dermatol. u. Lymph. Bd. 58, Heft 1, 2. 1902. — Leydig, Zur Deutung der epidermoidalen Organe im Integument d. Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 52, Heft 1, S. 156. — Loewy, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Oberhaut. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37. — Lungwitz, Der Huf des Pferdes. 1898. — Manchot, Die Hautarterien des menschlichen Körpers. Leipzig 1889. — Marks, Untersuchungen über die Entwicklung der Haut. Inaug.-Diss. Berlin 1895. — Maurer, Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Säugetierhaare. 71. Verh. d. Ges. deutscher Naturforscher und Ärzte. München. 2. Teil, 2. Hälfte. — Maurer, Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugetierhaare. Morph. Jahrb. Bd. 26, Heft 1, S. 61. — Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. — De Meijere, Über die Haare der Säugetiere, besonders ihre Anordnung. Morphol. Jahrbuch. Bd. 21. 1894. — De Meijere, Phylogenetische Ableitung der Haare. Anat. Anz. Bd. 16, Nr. 10/11. — Meifsner, Über elastische Fasern in gesunder und kranker Haut. Berliner med. Wochenschrift. Jg. 33, Nr. 10. — Merk, Über den Bau der menschlichen Hornzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56, Heft 3, S. 525. — Mertsching, Histologische Beiträge über Keratohyalin und Pigment. Virch. Arch. Bd. 116. — Montesano, Modi di comportarsi delle fibre elastiche nella pelle con rughe stabili. Boll. R. Acad. med. Roma, Anno 27 F. 1/3. — Jahresber. Schwalbe 1901. — Möller, Zur Anatomie und Physiologie der Huflederhaut. Archiv f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 1877. — v. Nathusius, W., Über die Gestaltungsursache der Haare. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organ. Bd. 6. — v. Nathusius, H., Die Schafzucht. Berlin 1880. — Neuheuss-Selchow, Bonitierungs- und Züchtungsregeln aus der Beschaffenheit von Haut und Haar. Presse vétérinaire 1901. — Nörner, Über den feineren Bau des Pferdehufes. Arch. f. mikr. Anat. 1886. — Oehmke, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Nabelbeutel der Schweine. Arch. f. Tierheilkunde XXXIII. 1897. — Oyama, Entwicklungsgeschichte des Deckhaares der weifsen Maus. Anatomische Hefte. Bd. 23, Heft 3. 1904. — Philippson, Über die Herstellung von Flächenbildern der Oberhaut und der Lederhaut. 1889. — Rabl, H., Untersuchungen über die menschliche Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48, Heft 3. — Rabl, H., Haut. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte v. Merkel u. Bonnet. 1897. — Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. 1888. — Ranvier, Histologie de la peau. Arch. d'Anat. microsc. T. 3 Fasc. 1. Compt. Rend. Akad. Sc. Paris T. 128 No. 4 et 12. — Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. Aufl. —

Reinke, Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetierhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd 30. — Reifs, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Epidermis. Anz. d. Akad. Wiss. Krakau. Nr. 9. 1899. — Retterer, Structure et évolution du tégument externe. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie normales et pathol. de l'homme et des animaux. Année 40, No. 4. — Retterer, Derme et épiderme; leur relations génétiques. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 35, No. 5, p. 675—676. — Retzius und Key, Zur Kenntnis der Saftbahnen in der Haut des Menschen. Biol. Untersuchungen 1881. — Rosenstadt, Über Verhornung. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Karlsbad 1902. 2. Teil, 2. Hälfte. — Rosenstadt, Studien über die Abstammung und die Bildung des Hautpigments. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50, 1897. — Römer, F., Studien über das Integument der Säugetiere. Jen. Zeitsch. f. Naturw. Bd. 31. N. F. Bd. 23, Heft 3, 4 — u. Bericht der Senkenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. 1904. — Schertel, Kritisch-experimentelle Beiträge zur Lehre von der Absorption und Resorption der tierischen und menschlichen Haut. Inaug.-Diss. Tübingen 1901. — Schultze, H., Haut, Haare u. Nägel. 4. Aufl. Neu bearb. v. E. Vollmer. — Schwalbe, Über den Farbenwechsel winterweifser Tiere. Morpholog. Arb. v. Schwalbe. Bd. 2. 1893. — Seuffert, Über das Vorkommen und Verhalten glatter Muskeln in der Haut der Säugetiere und Vögel. Würzburger naturwiss. Zeitschr. 1862. — Siedamgrotzky, Über die Struktur und das Wachstum der Hornscheiden der Wiederkäuer. Sächs. Vet.-Bericht 1870. — Siedamgrotzky, Über Struktur und Wachstum der Krallen der Fleischfresser. Sächs. Vet.-Bericht 1870. — Spalteholz, Die Verteilung der Blutgefäfse in der Haut. Archiv f. Anat. u. Physiolog. 1893. — Spiegler, Beitrag zur Kenntnis des Pigmentes. Verhandlungen d. Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Karlsbad 1902. 2. Teil, 2. Hälfte. — Smith, Die Histologie der Elephantenhaut, Veterinary Journal XXXI. 1891. — Spuler, Über die Regeneration der Haare. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Tübingen. Ergänzungsheft zu Bd. 16. — Sticker, Über die Entwicklung und den Bau des Wollhaares beim Schaf. Inaug.-Diss. Berlin 1887. — Stieda, Über den Haarwechsel. Biologisches Zentralbl. Bd. 7, Nr. 12, 1887. — Stirling, Beiträge zur Anatomie der Cutis des Hundes. Bericht über die Verhandlungen der k. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften zu Leipzig. Math.-physik. Klasse. Bd. 22. 1875. — Stöhr, Über die Entwicklung der Glashaut des menschlichen Haarbalges. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 1903. — Stöhr, Über Interzellularbrücken zwischen äufserer und innerer Wurzelscheide. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. 1903. — Stöhr, Entwicklung des menschlichen Wollhaares. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. Heft 71. — Teichmann, Die Saugadern. Leipzig 1861. — Tempel, Vergleichend-anatomische physiologische Untersuchungen über die Drüsen der Zwischenklauenhaut der Paarzeher. Inaug.-Diss. Leipzig 1896. — Unna, Über die Funktion der Knäueldrüsen und die Durchsetzung der Haut mit Fett. Verh. d. Anat. Gesell. XII u. Deutsche Medizinalzeitung, Bd. 43. Monatsschr. f. prakt. Dermatolog. Bd. 26, Nr. 12. — Unna, Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der Haut und ihrer Anhangsorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876. — Waldeyer, Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festschrift f. Henle. 1882. — Waldeyer, Atlas der menschlichen u. tierischen Haare sowie der ähnlichen Fasergebilde. Lahr 1884. — Weidenreich, Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 56, Heft 1. — Weidenreich, Weitere Mitteilungen über den Bau der Hornschicht der menschlichen Epidermis und ihren sog. Fettgehalt. Arch. f. mikr. Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. 57. 1901. — Weski, Zur Eleidindarstellung. Anat. Hefte, Abt. 1, Heft 54 (Bd. 12, Heft 1). — Wyfsmann, Zur Anatomie der Klauenlederhaut. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde. Bd. 28, Heft 6. — Zander, Untersuchungen über den Verhornungsprozefs. Arch. f. Anat. u. Phys. 1888. — Zimmermann, Beiträge zur Anatomie der Huf- und Klauenkrone. Zeitschrift für Tiermedizin. Bd. 7. 1903.

Die Haut des Vogels.

Von

Dr. phil. E. Moser in München.

Die Körperoberfläche des Vogels tritt nur an wenigen Stellen frei zutage, sonst wird sie durch eigentümliche Epidermoidalgebilde, die Federn, vollständig verdeckt. Diese von den Haaren der Säugetiere so ganz verschieden gestalteten Oberflächengebilde geben auch dem Vogel ein so merkwürdiges Gepräge, daſs Vogel und Feder zwei unzertrennliche Begriffe sind. Es ist demnach die Gestalt des Vogels ganz wesentlich von der Ausbildung seines Federkleides, des Gefieders, bezw. von der Verteilung der befiederten und nicht befiederten Körperstellen abhängig.

Das Bildungs- und Haftorgan der Feder ist die Haut. Entsprechend der Beschränkung der Befiederung auf bestimmte Oberflächenbezirke weist die Haut von vornherein einen verschiedenen Aufbau und eine unterschiedliche Verwendung ihrer Elemente auf.

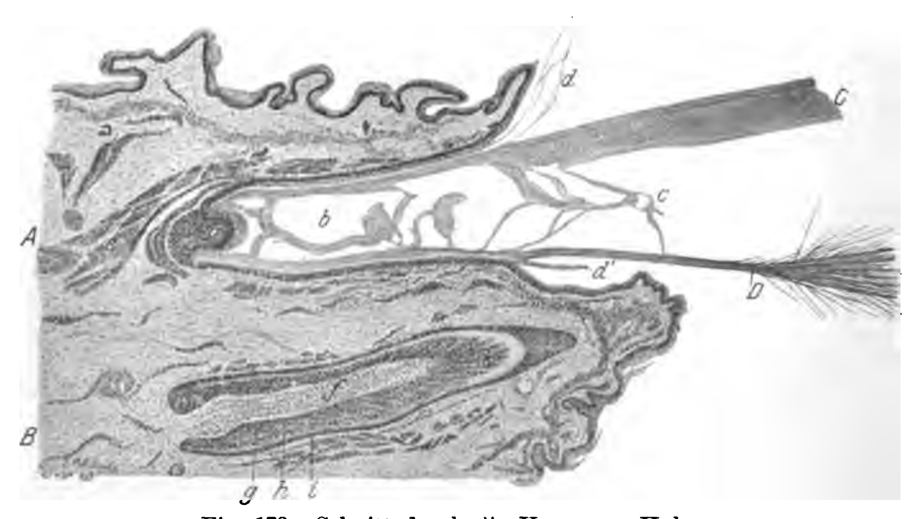


Fig. 172. Schnitt durch die Haut vom Huhn:

A Konturfeder, ausgewachsen:
- *a* Papille der Feder,
- *b* Spule mit Federseele,
- *c* Distale Seelenkappe, die hier am Nabel (Umbilicus superior) zwischen Haupt- u. Nebenschaft frei zutage tritt,
- *d—d'* Federscheide (weiſs),
- *e* Muskeln der Feder, am Federbalg sich inserierend;

B Ersatz-Scheidenfeder (distal angeschnitten):
- *f* lange Papille,
- *g* Epithel der Papillenwand (Matrix),
- *h* Federscheide (innere Wurzelscheide),
- *i* Federbalgepithel (äuſsere Wurzelscheide, Balgscheide),
- *k* das Papillenwandepithel bildet schon die Zellreihen der Äste;

C Hauptschaft (Mark- u. Rindenschicht);
D Nebenschaft (etwas weggezogen).

Vom Standpunkt der vergleichenden Betrachtung können wir an der Vogelhaut, ähnlich wie an der Säugetierhaut, eine Schichtung wahrnehmen. Da die Haut, abgesehen von besonders differenzierten Abschnitten, wie die Hornscheide des Schnabels, die Schuppen, Schilder und Schienen, die Sporen und Krallen der Extremitäten, die Anhangsgebilde der Haut, welche als Rassen- und Geschlechtscharaktere auftreten, durchwegs sehr dünn ist, so ist auch die Ausbildung der einzelnen Schichten eine entsprechend geringe.

Das die Haut befestigende Unterhautgewebe ist reich entwickelt und ermöglicht ihr daher eine ausgiebige Verschiebung auf der Unterfläche, was namentlich für das Aufrichten und Sträuben der Federn vorteilhaft in Betracht kommt. Dazu gesellt sich noch ein besonders ausgebildetes Hautmuskelsystem, eine sehr ausgiebige Blutgefäſsverzweigung und ein wohl entwickelter Nervenapparat der Hautempfindungsleitung.

Die allgemeine Übersichtseinteilung der Haut, wie sie bei den Säugetieren gebraucht wird, läſst sich auch auf die Vogelhaut anwenden, indem eine Lederhaut (Corium) und eine Oberhaut (Epidermis) unterschieden werden kann.

Corium.

Entsprechend dem makroskopisch sichtbaren Oberflächenrelief, der sog. Hautfelderung, finden wir auch über die Oberfläche der Lederhaut ein vielgeformtes Faltennetz ausgebreitet. Dasselbe tritt natürlich am deutlichsten an den unbefiederten oder schwach befiederten Hautstellen hervor, während das Oberflächenrelief an den dicht befiederten Stellen durch die Federbälge wesentlich kompliziert wird. Diese über den ganzen Körper sich hinziehende feinste Falten- und gröbere Höckerbildung hat ihren Grund vor allem in der beim Vogel so mächtig ausgebildeten Hautmuskulatur, in den reichlich vorhandenen elastischen Elementen und den tiefgreifenden Federfollikeln. Der feinere Bau der Vogellederhaut zeigt entgegen der Lederhaut der Säugetiere oft ganz erhebliche Schwankungen. Die Einteilung der Coriumschicht in eine Pars reticularis, intermedia und papillaris läſst sich bei den Vögeln nicht gut durchführen. Am übersichtlichsten teilt man das Corium der Vogellederhaut in ein Stratum superficiale (pennarum-folliculosum) und in ein Stratum profundum, an welches sich das Stratum subcutaneum anschlieſst.

Das Grundgewebe der Lederhaut weist eine Mischung bindegewebiger und elastischer Elemente auf, deren Fasergruppen, sich netzartig durchflechtend oder zu straffen Bündeln zusammentretend, entweder horizontale oder vertikale Lager formieren. Eine Zwischenstellung nimmt das locker geformte, unregelmäſsig nach allen Richtungen hin sich durchkreuzende Bindegewebslager der Subcutis ein. An manchen Körperstellen, namentlich in den erektilen Hautpartien und in der Region der Steuer- und Schwungfedern, wird die Struktur der Lederhaut durch die Verlaufsrichtung des daselbst ausgedehnten Gefäſsnetzes und namentlich durch die zahlreichen senkrecht gegen das Epithel ansteigenden Kapillarschlingen ganz wesentlich beeinfluſst.

Im allgemeinen unterscheidet man:

1. ein Stratum profundum: die tiefe Coriumschicht. Sie wird durch ein geformtes, in horizontaler Richtung ausgebreitetes, fibrillär-elastisches Bindegewebslager vertreten, dessen derbe, vorwiegend fibrilläre Fasernbündel eng aneinanderliegen und sich nach Art einer Strohmatte durchflechten.

Im Bereiche der Fluren schlieſst sich unten an das Stratum profundum noch eine weitere Lage in Form eines lockeren, unregelmäſsigen Maschenwerkes an, zwischen welches die glatten Federmuskeln eingelagert sind, Stratum musculare. Die Federmuskeln setzen sich mit Sehnen, welche aus elastischen Fasern bestehen, an den Federbälgen an, wobei die elastischen Sehnenfasern direkt in das elastische Netzwerk des Federbalges übergehen.

An der Grenze von Cutis und Subcutis bilden die elastischen Elemente ein starkes, dicht gefügtes, horizontal liegendes Gitterlager, welches teilweise auch als Insertionsstelle für die Hautmuskeln dient.

2. Ein Stratum superficiale: die oberflächliche Coriumschicht: Ihre Strukturelemente sind bindegewebiger und elastischer Natur. Die zarten Bindegewebsfasern sind zu einem feinen Maschenwerk zusammengefügt, welches von einem elastischen Netz umflochten ist. Unmittelbar unter der Epidermis bilden die sehr feinen elastischen Fasern ein zartes Gitterwerk, das im Bereiche der Federbälge dieselben umspinnt. An manchen Stellen steht das elastische Gitter des Stratum superficiale und des Stratum profundum durch senkrecht aufsteigende Faserzüge in Verbindung, namentlich da, wo Blutgefäfse verlaufen. An besonderen Stellen (Flügel, Kreuzbein, Kamm, Kehllappen) scheinen die Fasern so dicht gefügt und hochwellig vertikal gegen die Epidermis gestellt, dafs das Stratum superficiale ein fast homogenes Aussehen erhält. Dabei wird das vertikal aufgebogene Coriumlager von unzähligen Kapillargefäfsen, welche ebenfalls senkrecht zur Epidermis aufsteigen, durchsetzt, ohne dafs hierbei ein Papillarkörper zustande kommt.

An besonders differenzierten Hautstellen schickt das Stratum superficiale papillenförmige Erhebungen in die Epidermis vor, ohne jedoch die obersten Epithellager vorzubuchten, so am Schnabel teilweise an den Schildern und Schuppen und den Zehenballen, weshalb man eigentlich nur hier von einem Stratum papillare sprechen kann. Diese Papillen müssen auch hier als sekundäre angesprochen werden, entgegen den primären, welche Erhebungen der ganzen Coriumschicht sind. Insofern diese Schicht die eigentliche Trägerin der Federpapillen ist, welche aus ihr die bindegewebige Grundlage beziehen, ferner sie sich an der Bildung des Federbalges beteiligt und das Widerlager der sich daselbst ansetzenden Haut- oder Federmuskeln darstellt, kann das Stratum superficiale analog dem Stratum pilosum der Säugetiere auch Stratum pennarum vel foliculosum genannt werden.

An regelmäfsig befiederten Stellen finden sich aufser den Federpapillen keine papillenartigen Erhebungen des Coriums.

Die Ausprägung der beiden Schichten des Coriums ist hinsichtlich ihrer absoluten wie relativen Stärke eine sehr variable.

Hautmuskeln: Die starke Entwicklung der Hautmuskeln bei Vögeln macht die Haut in hohem Grade kontraktil, und die Vögel heben und senken ihre Federn je nach ihren Gemütszuständen. Die muskulösen Elemente finden sich als Muskeln, die an den einzelnen Federbälgen sich inserieren (Musculi pennarum) und als besonders differenzierte Muskeln (Musculi pterylarum), welche zu ganzen Federfluren in Beziehung treten. Das gesamte Hautmuskelsystem ist durch reichliches Bindegewebe von den darunterliegenden quergestreiften Muskeln abgeschieden. Alle Konturfedern, mit Ausnahme der Schwung- und Steuerfedern, sind mit besonderen Muskeln vom Typus der glatten Muskelfaser ausgestattet, von denen jeder sich zwischen zwei benachbarten Federn ausspannt. In der Regel sind es vier Muskeln, die sich an den einzelnen Federbälgen inserieren und zu den nächstliegenden verlaufen. Je nach der gegenseitigen Stellung der Federn bilden die Muskeln ein Flechtwerk, dessen Maschen bald quadratisch, bald rechteckig oder rhombisch sind, auf dessen Knotenpunkten die Federbälge liegen. Ausnahmsweise können sich auch sechs, selten fünf Muskeln an einer Feder inserieren. Diese besonderen zwischen den Federn sich ausbreitenden Muskeln fehlen im allgemeinen den Dunenfedern. Seuffert gibt an, dafs auch die zwischen den Konturfedern des Rumpfes befindlichen Dunen in der Haut gröfserer Tiere mit glatten Muskelzügen versehen sind, welche sich meist von denen der Konturfedern abzweigen.

Die Anordnung der besonders differenzierten Hautmuskeln findet im allgemeinen nach zwei Prinzipien statt. Die einen Muskeln verlaufen in der Art,

dafs sie entweder ganz oder zum Teil von den Fluren, zu deren Bewegung sie dienen, bedeckt werden, oder sie kommen an die Seiten derselben zu liegen. Beide sind durch Bindegewebs- bezw. elastische Fasern fest mit den Fluren verbunden. Kontrahieren sich diese Muskeln, so falten sie die Haut und sträuben dadurch die in ihr steckenden Federn. Die Muskeln, welche sich nur an das eine Ende oder die eine Seite der Flur ansetzen, können vermöge der schrägen Einpflanzung der Federn in die Haut ebenfalls ein Sträuben, wenn auch in geringerem Mafse, zustande bringen. Die Steuerfedern werden durch die Muskeln des Steifsbeines und namentlich durch den Musculus pubococcygeus und Musculus ischiococcygeus bewegt, und bei den Schwungfedern spielt auch der Flughautmuskel eine wesentliche Rolle. Nach der Art der Insertion unterscheidet man auch e c h t e Hautmuskeln, welche nie von Teilen des Skelettes oder von den übrigen Muskeln entspringen, und u n e c h t e, welche als Abspaltungen von Skelettmuskeln aufgefafst werden. Die letzteren bestehen aus quergestreiften Muskelfasern, verlaufen subkutan und inserieren sich mit einem Teile an das Bindegewebe der Haut. Diejenigen Fluren, welche einer Muskulatur entbehren, sind meist verhältnismäfsig gering entwickelt, und der Vogel kann zu ihnen mit dem Schnabel bequem gelangen, um sie zu reinigen.

Für den Mechanismus der Muskelaktion kommt eine aktive und passive Bewegung in Betracht. Die aktive kommt durch die unechten Hautmuskeln zustande (Sträuben, Bewegungsapparat der Schwung- und Steuerfedern); die passive, welche namentlich in der Betätigung des Affektes ihren Ausdruck findet, wird durch die Federmuskeln (echte Hautmuskeln) ausgeführt. Dabei ist die Senkung der Federn der anatomischen Anordnung zufolge nicht die Wirkung einer antagonistischen Muskelkraft, sondern erfolgt nach Erschlaffung der Muskeln aufser durch die geringe spezifische Schwere des Federschaftes in reaktiver Weise vom umliegenden Gewebe.

Die S u b c u t i s ist fast durchwegs reichlich vorhanden. Es mufs eben bei dem Vogel die Haut als Trägerin des Federnapparates dessen Funktionen angepafst sein, und das Heben und Senken der stark vorspringenden Epidermoidalgebilde ist nur bei einer lockeren Anheftung der Haut unter Vermittlung eines reichlichen Unterhautbindegewebes an ihre Unterlage ermöglicht. Ganz anders verhält sich die Subcutis da, wo eine Verschiebung der Haut kaum möglich ist.

Der Panniculus adiposus tritt häufig in Form eines mächtigen Fettpolsters auf. Das Fett hat durchwegs eine mehr gelblichere Färbung. Durch Einlagerung von Fettzellen in die Maschen des feineren Netzwerkes kann ein kontinuierliches Fettlager zustande kommen, oder bei geringerer Entwicklung des Maschenwerkes kann das Fett in einzelnen mehr oder weniger getrennten Fettzellnestern auftreten. Die gröfste Dicke erreicht das Fett in den Zehenballen.

Die B l u t g e f ä f s e der Lederhaut lösen sich überall in engere und weitere Maschennetze auf, und wo Papillen zugegen sind, schicken sie in diese einfache oder verzweigte Gefäfsschlingen und sichern so die bessere Ernährung der umgebenden Zellen. Gerade an den Stellen, wo mächtige Hornproliferationen bestehen, sehen wir durch solche Papillarschlingenausbildung das raschere und intensivere Wachstum der Epidermoidalgebilde gesichert. Noch schöner finden wir die Anlage reichlicher Kapillarschlingen in den Federpapillen, besonders während der Federproduktion. Durch überreiche Ausstattung mit Gefäfsen können gewisse Teile der Haut zu errektilen Organen umgewandelt werden, und es bestehen dann gewöhnlich viele venöse Maschenräume. Hierher gehören die meistens sexuellen Stirnkämme, Wangenlappen und weichen Höcker der Hühner, Enten, Gänse, Schwäne, der Stirnzapfen des Truthahns, die blaue Halshaut usw. Eigentümliche Modifikationen sind die sog. B r u t f l e c k e mancher Vögel. Während des Brütens entstehen an der Unterseite des Rumpfes, am Bauch, entweder nur beim Weibchen oder bei beiden Geschlechtern,

falls beide brüten, eine oder zwei kahle Stellen, deren Entstehung als pathologischer Vorgang aufzufassen ist, indem durch anhaltenden Druck seitens der Eier auf die Bauchhaut ein Reiz bis zur Entzündung veranlaſst wird, welche das Ausfallen oder Ausreiſsen der Federn durch den Vogel selbst zur Folge hat. Die ausgerupften Federn werden zur Nestpolsterung verwendet, und die gesteigerte Temperatur der entzündlichen Stelle kann für den Brutprozeſs nur vorteilhaft sein. Bei in Einzelhaft gehaltenen Vögeln treten nach Marshall die Brutflecke nicht auf; es muſs demnach das Auftreten derselben in einer jeweiligen äuſseren sekundären Ursache zu suchen sein, die mit der geschlechtlichen Erregung als solcher nicht zusammenfällt.

Die Nervenendigungen finden sich vorwiegend in Gestalt von Kolbenkörperchen (Herbstsche) in der Haut der Vögel über die ganze Oberfläche zerstreut, am zahlreichsten in der Umgebung der Steuer- und Schwungfedern, überhaupt der Konturfedern. Schenkel- und Achselgegend, Vorderhals und Scheitel sind dagegen arm an ihnen.

Als Tastkugeln (Grandrysche Körperchen) finden sich Nervenendigungen am Schnabel.

Epidermis.

Wenn wir die Epidermis der Vogelhaut im allgemeinen beobachten wollen, können wir nur die Federraine, wo die Federn in sehr beschränkter Anzahl vorhanden sind, und die kleinen zwischen den Federbälgen freien Felder benützen. Die Epidermis ist durchwegs dünn, zart und bleibt schichtenarm. Entsprechend dem Oberflächenrelief der Lederhaut weist auch sie eine Menge feinster Leisten und Falten auf, an deren Bildung die beiden Schichten der Haut sich beteiligen. Die Dicke der Oberhaut steht im umgekehrten Verhältnis zur Dichtigkeit der Befiederung bezw. der Bedeckung der Körperoberfläche seitens der Federn. Demgemäſs ist die Epidermis an den wenig befiederten Federrainen dennoch zart, da diese Stellen von den Konturfedern vollständig gedeckt werden, und die vollständig unbedeckten Füſse sind durch mächtige Epidermislagen geschützt.

Die Schichtung der Epidermiszellen ist nicht nach dem Typus der Epidermis bei Säugetieren angelegt. Wir können bei der Vogelhaut nur von einer tiefen (Stratum profundum) und oberflächlichen Schicht (Stratum corneum) sprechen:

Das Stratum profundum (Kernschicht) entspricht einem Stratum zylindricum und spinosum der Säugetiere. Die tiefsten Zellen sind unregelmäſsig kubisch mit groſsen Kernen, deren Achse nicht immer senkrecht auf der horizontalen Basalmembran steht. Auf diese folgen 2—3 (4) Lagen mehr ovaler, zum Teil abgeplatteter Zellen, die sich weniger färben und daher heller erscheinen. In den obersten Lagen zeigen die Zellen eine dunkle, dicke Hülle, während sie im Innern stark glänzen. Es bildet sich hierbei peripher um jede einzelne Zelle ein Hornmantel; im Zentrum bleibt der Kern von hellen Körnern umgeben, bis auch diese mit dem Kern in der totalen Verhornung untergehen. Eine dem Stratum granulosum der Säugetiere entsprechende Zone fehlt vollständig.

Das Stratum corneum (Hornschicht) schlieſst sich direkt der vorigen Schicht an. Es liegen hier mehrere Reihen verhornter, stark abgeplatteter Zellschüppchen übereinander, welche in den tieferen Lagen dieser Hornschicht nur noch hie und da ein Kernfragment aufweisen, an der Oberfläche aber einen im Querschnitt faserigen Hornüberzug der Epidermis darstellen. Diese Hornschicht unterliegt einem fortwährenden Abschilferungsprozeſs einzelner Hornschüppchen, und wird demnach die zwischen den Federn gelegene Epidermis nicht in einheitlichen Hornschichten abgestoſsen.

An den vom Gefieder nicht bekleideten Kiefern und Füfsen erleidet die Hautbedeckung mannigfache Modifikationen. Hier tritt sie in unmittelbare Beziehung zur Aufsenwelt; diese Teile sind äufseren Einflüssen direkt mehr ausgesetzt, die Haut mufs sich als Schutzmittel und Hilfsorgan hier stärker entwickeln. So ist im Bereiche des Schnabels, der Schuppen, der Krallen, der Zehenballen und der Hornkämme die Oberhaut mächtig entwickelt und sehr schichtenreich.

Als Epidermoidalgebilde sind aufzufassen: die Federn, die Schnabelscheide, die Krallen, Sporen und Hornkämme.

Der Verhornungsprozefs der Epidermis wie ihrer Produkte geht ohne Keratohyalinbildung vor sich, was das Fehlen eines Stratum granulosum bedingt. Die einzige Ausnahme macht die embryonale Epidermis, das Epitrichium, welches entsteht, ehe der Embryo reif genug ist, eine eigentliche Hornschicht zu bilden. Dieses Epitrichium ist beim Hühnchen durchweg gut ausgebildet, auch an den Krallen, besonders stark am Schnabel.

Federn.

Der Gebrauch verschiedener Bezeichnungen für homologe und der gleichen Benennungen für nur analoge Gebilde hat die Nomenklatur der Federn und Federteile wesentlich kompliziert. Es ist daher angezeigt, eine einheitliche und vor allem übersichtliche Nomenklatur zu wählen, dabei aber die verschiedenen Bezeichnungen zum Vergleiche beizufügen. Nachstehende Übersicht soll dies veranschaulichen:

Federformen.
- a) embryonale:
  - Embryonalfeder (Erstlingsfeder, Embryonaldune, Erstlingsdune).
- b) definitive:
  1. Konturfedern (Schwung-, Steuer- und Deckfedern),
  2. Halbdunen,
  3. Dunen (Puderdunen),
  4. Faden- und Borstenfedern.

Federteile.
- a) der Embryonalfeder: Spule, Äste,
- b) der definitiven Feder:
  1. Kiel = Hauptschaft und Spule (primärer Kiel),
  2. Fahne:
     - a) Äste Rami (= erster Ordnung, sekundäre Kiele, Strahlen),
     - b) Strahlen, Radii (Rami zweiter Ordnung, Nebenstrahlen, Fiederchen):
       1. Bogenstrahlen (Bogenfasern, Bogenlamellen),
       2. Hakenstrahlen (Hakenfasern, Hakenlamellen),
       3. Fadenstrahlen.
     - c) Nebenstrahlen radioli: Häkchen (Hamuli),
Wimpern (Ciliae),
  3. Nebenschaft (Afterschaft).

Federn.

Alle Federformen sind Epidermoidalgebilde, welche in ihrer Gesamtheit das Federkleid oder Gefieder des Vogels darstellen. Abgesehen von seiner Bedeutung als Flugapparat, dient dasselbe in erster Linie zur Wärmeregulierung als ein Mantel, welcher die Wärmeabgabe nach aufsen vermindert und dadurch einen

wesentlichen Einflufs auf die chemische Wärmeregulation des Tieres ausübt*). Die Federn stecken in einer köcherförmigen Hauttasche, dem Federfollikel, dessen Wandung eine bindegewebige, vom Corium stammende Grundlage und einen epithelialen, von der Epidermis gebildeten, Überzug aufweist. Der epitheliale Belag des Federbalges wird auch als äufsere Wurzelscheide der Feder bezeichnet. Ein Querschnitt durch die Spulenregion ergibt demnach folgende Abschnitte: bindegewebiger Haarbalg, äufsere Wurzelscheide (Balgscheide), innere Wurzelscheide (Federscheide), Spulenwand, Federseele.



Fig. 178.
1, 2, 3, 4, 5, 6 Konturfedern.

1. Schwungfeder } ohne Nebenschaft,
2. Steuerfeder
3 u. *4.* Deckfeder mit Fahnenteil (*d*) u. Flaumteil (*c*)
5. Deckfeder mit Nebenschaft (*e*),
6. Halbdune „ „
7. Dunenfeder „ „
8. Fadenfeder (Borstenfeder s. Fig. 176); die sechs sichtbaren Äste sind pigmentiert.
Die Gröfsenunterschiede entsprechen den natürlichen Verhältnissen.
a Spule. *b* Schaft mit Fahne.

Die vollständig ausgebildete, definitive Feder eines erwachsenen Vogels setzt sich aus differenzierten Teilstücken zusammen. Diese Teile sind folgende:

1. der Kiel oder Hauptschaft (Scapus, Rhachis) = Spule und Schaft,
2. der Afterschaft oder Nebenschaft (Hyporhachis),
3. die Äste (Rami erster Ordnung, sekundäre Kiele),
4. die Strahlen (Radii, Rami zweiter Ordnung),
5. die Nebenstrahlen (Radioli):
   a) die Wimpern (Ciliae),
   b) die Häkchen (Hamuli).

Der Kiel bildet den Stamm der Feder und trägt alle anderen äufseren Teile. Er setzt sich zusammen aus einem unteren hohlen und durchsichtigen Abschnitt, welcher in dem Federbalg steckt und die Federseele enthält, die Spule (Calamus), und einem oberen längeren, freien Abschnitt, welcher mehr oder weniger vierkantig ist und von dem Federmark erfüllt wird, der eigentliche Schaft (Rhachis). Ihm reihen sich zu beiden Seiten die Äste mit ihren Strahlen auf, die Innen- und Aufsenfahne (Vexillum) oder den Bart (Barba) bildend. An

*) Versuche an Tauben über die Bedeutung des Federkleides von E Voit und Krummacher haben ergeben, dafs eine von Natur aus federlose Taube mehr als doppelt so viel Futtermenge zur Erhaltung des Körpergewichtes brauchte als eine befiederte.

seiner ganzen Aufsenfläche weist der Schaft einen hornigen Überzug auf, welcher eine Fortsetzung der Spule ist, deren gewölbte Oberfläche er an der nach aufsen gewendeten Seite beibehält, während die innere, gegen den Leib des Vogels gewendete Seite des Schaftes der ganzen Länge nach eine Rinne hat. Diese mediale Rinne flacht sich nach unten gegen die Spule hin ab und mündet hier in ein nabelförmiges Grübchen, das ins Innere der Spule führt. Diese medial gelegene Stelle, wo die Längsrinne mit den konvergierenden beiden Fahnen und mit dem Nebenschaft zusammenstöfst, wird als oberer Nabel, Umbilicus superior, bezeichnet. Aus dieser Nabelöffnung ragt ein kleiner Fortsatz der Federseele hervor und schliefst so die über der Haut gelegene Öffnung. Die in der Haut gelegene Stelle, wo das untere Ende der Spule die Federpapille umschnürt, wird der untere Nabel, Umbilicus inferior, genannt. Vom oberen Nabel abwärts setzt sich der Schaft in Form zweier seitlicher Streifen auf die Spule fort (Markschenkel).

Der Afterschaft ist als die ventrale und mediale Hälfte der zweigespaltenen Feder aufzufassen, entspringt unmittelbar unter dem Umbilicus superior und steht hier durch die oberste Federseelenkappe mit dem Hauptschaft direkt in Verbindung. Er trägt beiderseits Äste und Strahlen ohne Häkchen. Deutlich, aber stets mehr oder weniger flaumig, dunenartig ist der Nebenschaft der Flaum- und kleineren Deckfedern bei Hühnern, weniger entwickelt bei Tauben und Enten. An den Schwung- und Steuerfedern fehlt er überhaupt, und ist hier der Umbilicus superior von dunenartigen Ästen umsäumt, Afteräste. Die Borstenfedern besitzen einen relativ starken Afterschaft von gleicher Beschaffenheit wie der Hauptschaft.

Fig. 174. Ast (ramus) einer Schwungfeder mit Haken- und Bogenstrahlen;
a ramus,
b radii (Hakenstrahlen der distalen Reihe),
c radii (Bogenstrahlen d. proximalen Reihe),
d radioli (hamuli *d*, ciliae *d'*).

Die Federteile (Rami, Radii, Radioli), welche der Schaft trägt, und welche in ihrer Gesamtheit die Fahne bilden, weisen in der Befestigung aneinander und untereinander eine bestimmte Gesetzmäfsigkeit auf.

Die Äste (Rami), zusammengedrückte Lamellen, deren dünne Kante nach innen gegen den Körper hin, deren dickere Kante nach aufsen gerichtet ist, sind an beiden Seiten des Schaftes symmetrisch derart angeordnet, dafs ihre Kanten nach oben und unten gerichtet sind, während ihre Breitseiten sich dicht aneinanderlegen.

Die Strahlen (Fig. 174, 175 u. 176) sitzen an beiden Rändern der Oberkante des Astes, ebenfalls als lanzettförmige Lamellen, nach der Spitze der Feder (distal) gerichtet. Die Wimpern sind Differenzierungen der Strahlenlamellen, daher strenggenommen keine selbständigen Teile. Sie sind den distalen Strahlen als

einzelne Hornzellen angereiht, sind zum Teil am unteren Rande umgebogen und stellen so als Häkchen Klammerorgane dar, welche in mehrere hintereinandergelegene Strahlen des Hinterrandes des vorhergehenden Astes fassen. Für die Flugfähigkeit sind sie von gröſster Wichtigkeit. E. Mascha unterscheidet die Strahlen („Fäserchen“) der Schwungfeder in zwei Systeme, die in ihrem innigen Zusammenhang jenes groſse Areal bilden, welches wir als die eigentliche beim Fluge in Betracht kommende Fläche anzusehen haben. Die einen bezeichnet er wegen der von ihnen entspringenden, charakteristischen Häkchen als Hakenfasern, die anderen ihrer Gestalt wegen als Bogenfasern. In der Literatur sind diese beiden Faserarten ohne Unterschied als Fäserchen, Strahlen, Nebenstrahlen, Radii ramisi, Fiederchen, barbules bezeichnet. Auch die Benennung „Fasern“ ist für die Bogen- und Hakenstrahlen nicht zutreffend, da die Strahlen keine Fasern, sondern breite Lamellen (Blättchen) sind. Der Form und dem Grade ihrer Ausbildung nach spricht man am einfachsten von Haken-, Bogen- und Fadenstrahlen. Haken- und Bogenlamellen haben das Aussehen eines Sensenblattes, die Fadenstrahlen das eines gegliederten Stäbchens.

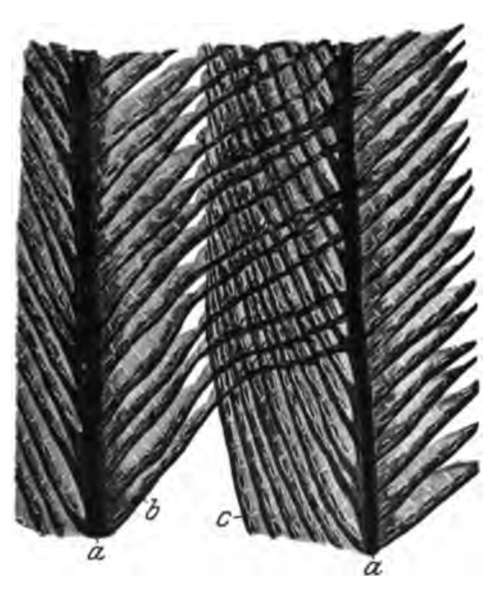


Fig. 175. Verbindung zweier Äste einer Schwungfeder (vom Huhn) durch die beiden Strahlenreihen.
a rami Äste,
b distaler Radius (Hakenstrahl).
c proximaler Radius (Bogenstrahl).

Die Hakenstrahlen entspringen unter einem Winkel von 40 Grad, an der distalen Fläche des Astes mit breiter Basis aufsitzend, sind demnach der Federspitze zugekehrt. Der obere Rand ist verdickt und zeigt, von oben betrachtet, kleine zahnartige, seitliche Vorsprünge (ähnlich einer Haarcuticula) als Ausdruck der schachtelhalmartig ineinandergefügten Teilstücke, entsprechend dem zelligen Aufbau. Man kann eine dorsale verdickte Rückenkante (Rippenteil, und eine ventrale Blattfläche unterscheiden. Der Rippenteil läuft in ein fadenfeines, dunenstrahlähnliches Endstück (Faden) aus. Der ventrale Blattteil ist ungefähr in der Mitte der Strahlenlänge schräg abgeschnitten und endet mit ventral gerichteter freier Spitze. Darauf folgen einige selbständige, vom Hauptblatt getrennte, zugespitzte schmale Blättchen, denen sich 4—6 Hakenlamellen (Hamuli) und einige hakenlose Lamellen (Ciliae) anreihen. Die der Astspitze nahegelegenen Strahlen haben am Rippenteil Fortsätze von der Gestalt der Rosendornen oder von Widerhaken (s. Fig. 176, 2). Die Hakenstrahlen und deren Häkchen sind an der Ursprungsstelle gedreht, und diese Achsentorsion spielt eine Rolle bei der Verbindung der Haken- und Bogenstrahlen und erhöht die Widerstandsfähigkeit gegen Druck und Zug, denen die Lamellen ausgesetzt sind. Die parallel zueinander stehenden Hakenstrahlen des einen Astes ragen mit ihren spitzentragenden Enden über den vorhergehenden Ast hinaus; mit den Häkchen haken sie sich in die Bogenstrahlen des vorhergehenden Astes ein.

Die Bogenstrahlen entspringen etwas tiefer unter spitzerem, distal offenem Winkel, sind leicht gebogen, so zwar, daſs ihr mittlerer Teil den Scheitel des Bogens

bildet. Sie gleichen vollkommen einem Sensenblatt, haben eine Biegung in der Richtung der Quer- und Längsachse, wobei durch Umbiegung der Dorsalkante (Rippenteil) eine Längsrinne entsteht. Der ventrale Blatteil reicht weiter gegen die Spitze des Strahles vor, und hier finden sich einige Wimpern (zuweilen auch ein paar Häkchen). Auch diese Strahlen laufen in eine fadenförmige Spitze aus. Nahe dem Ende des Blatteiles finden sich am Strahlenrücken bezw. der Rinnenleiste ein paar seitlich vorspringende zackenförmige Gebilde, welche als Arretierungsapparat für die Gleitbewegung der Hakenstrahlen dienen.

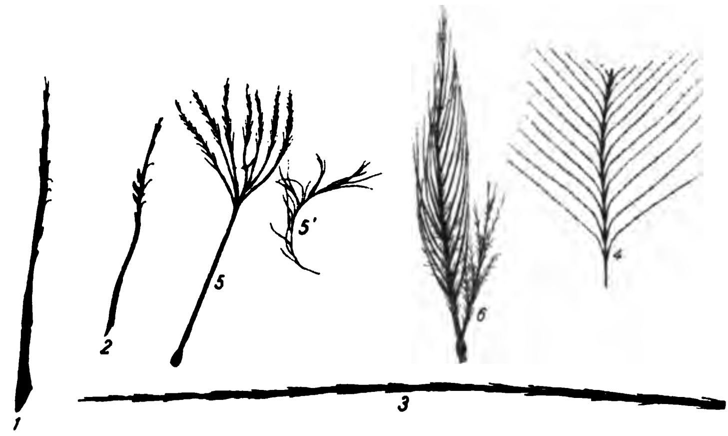


Fig. 176.

1, 2, 3 verschiedene Formen der Strahlen in distaler Reihenfolge:
1 Hakenstrahl, von oben gesehen, folgt auf die Strahlenform der Figur 2,
2 Hakenstrahl mit Dornen, folgt auf die Strahlenform Nr. 1,
3 Strahl an der Spitze des Astes ohne Häkchen und Wimpern: Fadenstrahl.
4 Ast mit Strahlen einer Dunenfeder.
5 Fadenfeder (vergröfsert).
5' Fadenfeder (künstlich zerlegt).
6 Borstenfeder mit Nebenschaft (v. Kopf). Verschiedene Vergröfserungen.

Beide Strahlenformen sind histologisch gleichgebaute, homologe, aus einfachen Reihen verhornter Zellen hervorgegangene Gebilde. Jedes Lamellensegment enthält eine Kernzone, welche sich bei Flächenansicht als ellipsoide, in schräger Richtung zur Längsachse angeordnete, dunkel umränderte Delle markiert. Ältere Autoren haben diese „Grübchen“ fälschlich in Zusammenhang mit den Häkchen gebracht.

Die Hakenstrahlen liegen über den Bogenstrahlen und kreuzen diese unter einem annähernd rechten Winkel. Sie greifen mit ihren Häkchen derartig unter den eingeschlagenen Dorsalrand der Bogenstrahlen ein, dafs jeder Haken eines Hakenstrahls einen anderen Bogenstrahl hält. Die Häkchen können in der Rinne hin und her gleiten, was der Feder eine erhöhte Elastizität verleiht. Die entgegengesetzte Torsion fügt die Häkchen noch fester in die Rinne, und ein Darüberhinausgleiten wird durch die Arretierungszacken der Bogenstrahlen verhindert. Somit wird eine zusammenhängende, zum Teil luftdichte und doch sehr bewegliche Fahne hergestellt, welche durch die Elastizität aller einzelnen Federteilchen und durch deren Gleitbewegungen im höchsten Mafse elastisch wird.

Zwischen den Ästen finden sich am Schaft noch haken- und wimperlose Strahlen.

Die Strahlen der Dunenfedern, sogenannte Dunenstrahlen, sind einfache, schachtelhalmartig aufgebaute lange Fadenstrahlen, welche mit verbreiterter Basis den Ästen eingefügt sind.

Hinsichtlich der elementaren Struktur weisen der Schaft und die Äste der Feder gleiche Verhältnisse auf, lassen im allgemeinen eine Mark- und Rindensubstanz unterscheiden. Das Markgewebe, Federmark (vergleichbar mit dem Kork, dem Mark der Pflanzen), erhält sein charakteristisches Gepräge durch den Luftgehalt, der im Haushalte des Vogelorganismus ja eine ganz bedeutendere Rolle spielt als bei den anderen Wirbeltieren. Die Elemente des reifen Markes sind grofse Zellen vom Habitus der Fettzellen, sogenannte Mark- oder Luftzellen, welche in ihrem Innern Luft enthalten, also intrazelluläres Luftepithelgewebe (Aëroepithelien). Die Art und Weise des Umwandlungsprozesses von Protoplasmaepithelien in Aëroepithelien hat insbesondere Schwann und Waldeyer studiert. Der bindegewebigen, von einem feinen, strukturlosen Häutchen, Basalmembran — Membrana propria, überzogenen Federpapille sitzen als unterste Zellage kurzzylindrische kleine Epithelzellen mit grofsen Kernen auf. Eine Zellmembran ist nicht vorhanden. Über diesen liegen in distaler Richtung, also der Federspitze zugewendet, polyedrische, membranlose Zellen in regulärer Anordnung dicht aneinandergeprefst, und diesen folgen gröfsere Zellen mit bereits festerer Aufsenschicht, deren grofse Kerne ausgesprochene Kugelform annehmen, deren Kernkörperchen deutlicher, oft in der Zweizahl hervortritt. Das Protoplasma wird durch eine anscheinend dünnflüssige Masse ersetzt, wird also lichter, der Zelleib aber an sich gröfser, und an der Peripherie erscheint eine Membran als eine erstarrte, fester gewordene Aufsenschicht des Zellprotoplasmas (Exoplasma), unter Beibehaltung des kugelrunden Kernes. Unter weiterer Aufhellung des Binnenprotoplasmas (Entoplasma) rücken die jetzt weniger konturierten, allmählich schrumpfenden Kerne an die Zelloberfläche und werden aufgelöst. Somit haben wir in diesem Stadium oder in dieser Schicht kernlose, helle Blasenzellen, deren Riff- oder Leistenverbindung stark hervortritt. Nunmehr zeigen sich die ersten Spuren der Luftinvasion als interzelluläre Luftkörnchen in den Interstitien der Zellenriffe (Leiterfortsätze). Die nächstanliegenden, in der Austrocknung weiter vorgeschrittenen Zellen lassen kleinere und gröfsere Luftblasen auch intrazellulär erkennen. Dabei verschwinden die interzellulären Luftkörnchen nicht, wenngleich sie im ganz reifen Mark nicht mehr so sicher zwischen den mit Luft prall gefüllten Luftzellen zu erkennen sind. Entsprechend diesen mikroskopisch wahrnehmbaren Vorgängen lassen sich auch makroskopische Veränderungen konstatieren. Auf einem Längsschnitt durch eine junge Federspule erscheint das fertige Mark des Schaftes in der Form einer schneeweifsen, trockenen Masse; darauf folgt weiter zum proximalen Federende hin eine hellgrau aussehende feuchte Substanz, die auf Druck Flüssigkeit abgibt. Daran schliefst sich das jüngste Mark, welches indessen makroskopisch nicht gut von der bluthaltigen bindegewebigen Federpapille zu trennen ist.

Die Rindensubstanz weist eine Faserung auf, entsprechend ihrer Zusammensetzung aus Hornfibrillen, welche aus dem Protoplasma der Rindenzellen hervorgegangen sind (Hornfibrillen, Hornsubstanzfibrillen, Hornfäden, Rindenfibrillen verschiedener Autoren). Mittels der Riffelfortsätze hängen die Fibrillen von Zelle zu Zelle von Anfang an zusammen, während der Rest des Protoplasmas zwischen den Fibrillen als interfibrilläre Kittsubstanz Verwendung findet.

Neben den Rindenfibrillen finden sich noch lange schmale, spindelförmige Kerne vor (Henles Kernfasern), welche den Bildungszellen angehören und mit der Umwandlung ihrer Zelleiber gleichfalls einer Formwandlung unterliegen. Die Bildungszellen (Köllikers Faserzellen) der unteren Partien bewahren zunächst eine gewisse Selbständigkeit und lassen sich daher noch künstlich isolieren. Mit fortschreitender Verhornung auch der Riffelfortsätze, Ausscheidung der Hornfibrillen und Zunahme der interfibrillären Kittsubstanz nimmt die Festigkeit des

Verbandes der Rindenelemente zu, wobei die Kerne eine lange, faserförmige (fadenspindelige) Gestalt annehmen. An vollständig entwickelten, fertigen Federn sind die Rindenfibrillen wie die Kernlager oft noch deutlich sichtbar.

Eine eigentümliche Bildung ist der grofse Luftraum im Kiel (bezw. in der Spule der Federn). Nach Waldeyer kommt derselbe dadurch zustande, dafs nach einem gewissen Zeitraum die hinreichende Ausbildung von Markzellen im Federschafte aufhört und die wenigen, welche noch gebildet werden, sich nicht mehr zu Luftzellen umwandeln, sondern einfach eintrocknen, während die Rindensubstanz sich noch stetig in unveränderter Stärke weiterentwickelt. Die Federpapille atrophiert dabei vollständig. Sonach ist die Federseele die eingetrocknete, unvollkommen ausgebildete Marksubstanz des Kieles, und der Luftraum ist ein besonders umfangreich entwickelter interzellulärer Raum. Niemals stellt die Federseele die eingetrocknete Papille dar. Die fertige Feder ist in ihrem Spulenteile noch von einer epithelialen aber verhornten Scheide umhüllt, der Federscheide. Sie spielt ihre Hauptrolle bei der Entwicklung der Feder und ist später nur mehr ein restierendes Gebilde ohne weitere Bedeutung. Sie bildet das erste Epidermoidalprodukt der Federpapille (erste Epidermisgeneration Maurers), während die Feder selbst eine zweite Epidermisgeneration ist; denn die Federscheide stellt das zuerst verhornende Epithelhäutchen der Federanlage dar, welches dann verhornt, von der wachsenden Feder durchbrochen und schliefslich abgeworfen wird. Der Bau der Federscheide ist ein rein epithelialer. Im Stadium der Scheidenfeder besteht sie aus zwei verschiedenen Schichten, einer inneren, der Papille zugewendeten, deren Zellelemente polygonale, rhomboedrische Formen aufweisen, und einer äufseren, dem Federbalgepithel anliegenden, deren Zellen mehr spindelförmigen, längsgestreckten Epithelblättchen gleichen. Die Federscheide der fertigen Feder, welche nur mehr die Spule überzieht, zeigt einen der Federrinde ähnlichen Aufbau, nur sind die Hornfibrillen stärker, spindelförmig.

Die Federscheide wächst nicht mit der Feder weiter, sondern ist für diese nur eine deckende Epidermisgeneration, die nach der Ausbildung und gänzlichen Verhornung der Feder einem raschen Untergang verfällt. Ihre Produktionsstätte ist das Epithel des tiefsten Teiles der Federpapille, also am Papillengrund (Papillenhals).

Federformen.

Die Verschiedenheit in den Formen der Federbildungen ist in ihrer Zusammensetzung aus verschieden gebauten Strahlen bezw. Ästen begründet. Indessen finden sich Übergänge der einzelnen Formen, und nicht selten findet man Kombinationen, so dafs eine vollständige Begrenzung nicht möglich ist. Als Hauptbildungen kommen drei Formen in Betracht:

1. Federnartige (Pennacea): vollständiger, starker Kiel, markiger Schaft, starre Äste mit blattförmigen Strahlen, deren distale Reihe aus Hakenstrahlen, deren proximale aus Bogenstrahlen besteht.
2. Dunenartige (Plumulacea): schwacher, kurzer Kiel, der Schaft, wo er sich findet, und die Äste schlaff, sehr feine lange, fadenförmige, runde, nur am Grunde blattförmige Strahlen ohne Wimpern und Häkchen mit knötchenförmigen Anschwellungen.
3. Faden- oder borstenartige (Filoplumacia): dünner, starrer Kiel, markloser, gewöhnlich durchscheinender Schaft, starre runde Äste, starre fadenförmige Strahlen ohne Häkchen.

Nach der Art ihrer Ausbildung und ihrer Lage zur Körperoberfläche werden die Federn eingeteilt in (s. Fig. 173):

1. Konturfedern (Pennae, Deck-, Ober-, Lichtfedern);
2. Dunen (Plumae, Plumulae, Flaumfedern);
3. Halbdunen (Semiplumae, Plunoplumae);
4. Faden- und Borstenfedern (Filoplumae, Piloplumae, Haarfedern).

Konturfedern: Das eigentliche Gefieder wird von den Deckfedern dargestellt, und diese bilden auch die äufseren Umrisse des befiederten Körpers. Der Fahnenteil ist distal federnartig (Fahnenteil), besitzt also hier Strahlen mit Wimpern und Häkchen, proximal dunenartig (Flaumteil), demnach fadenartige Strahlen mit Knötchen. Der Dunenteil ist meist heller, weniger farbig und weicher. Da die Konturfedern dachziegelig übereinanderliegen, wird dieser Teil von einer vorhergehenden Feder verdeckt und, wie die Dunenfedern, dem Lichte entzogen. Das Gröfsenverhältnis vom oberen und unteren Teil ist sehr verschieden. Häufig besitzen sie einen Afterschaft, oder wenn dieser fehlt, Afteräste. Die Deckfedern stecken tief in der Haut und werden von dieser mit einem fest anhaftenden Wall umgeben, in welchen vier bis sechs Muskeln endigen, die von kräftigen Nerven ihre Anregung empfangen. Es können also die Konturfedern bewegt werden. Die vollkommensten Federn dieser Art sind die Schwungfedern (Remiges) und die Steuerfedern (Rectrices).

Dunen: Dieselben sind in der Regel dem Lichte entzogen, von Konturfedern oder den Flügeln bedeckt, liegen der Körperoberfläche näher an und gewähren den nötigen Wärmeschutz. Sie besitzen entweder einen einfachen Schaft oder zugleich einen Afterschaft, wenn ein solcher auch bei den Konturfedern vorhanden ist, oder sie sind doldenförmig, d. h. der Schaft fehlt ganz, und die Äste sitzen am obersten Ende der Spule. Die zahlreichen Radien, welche den Ästen der Erstlingsfedern vollkommen gleichen, sind fadenförmig (schachtelhalmähnlich), mit knötchenförmigen Anschwellungen versehen, von denen kleine spitze Fortsätze ausgehen. Eine Muskulatur, wie die Konturfedern, besitzen die Dunen nicht.

Eine besondere Art der Dunen sind die pinselförmigen Puderdunen, deren Spule direkt ohne Schaftbildung in ihre Äste übergeht, demnach echte Dunen sind. Diese finden sich vor allem bei Papageien und verursachen den eigentümlichen, reifartigen Federstaub, welcher schon des öfteren mit ekzematischen Abscheidungsprodukten verwechselt wurde. Die Puderdunen wachsen fortwährend, indem der Wurzelteil sich nicht schliefst und die feinen Endverzweigungen durch eigentümliche Umwandlung der sie bildenden Zellen in weifslichen Staub zerfallen. Dieser weifsliche Puder bleibt leicht an den Fingern haften und erzeugt ein trockenes, fettiges Gefühl.

Halbdunen: Diese halten gleichsam die Mitte zwischen den Dunen und den Konturfedern, insofern sie von diesen den längeren steifen Kiel, von jenen die dunenartigen Äste und Strahlen besitzen. Sie stehen niemals zwischen Konturfedern, wie die echten Dunen, sondern am Rande oder Ende der Federfluren und führen hier die Konturfedern aus oder nehmen ganz deren Stelle ein. Sie werden aber auch von Konturfedern dem Lichte entzogen. Häufig haben sie einen Afterschaft und unterscheiden sich alsdann von den Konturfedern blofs durch den Mangel der federartigen Spitze. Andere ähneln mehr den Dunen.

Faden- und Borstenfedern (s. Fig. 173 und 176): Diese gehören den faden- und borstenartigen Bildungen an und werden als rudimentäre Federn aufgefafst. Der Kiel ist äufserst dünn (fadenähnlich), und die schwach ausgebildete Fahne besteht aus wenigen feinen Ästen, welche sich oft nur ganz kurz vor der Federspitze auffasern und so das ganze Gebilde als „Haar“ erscheinen lassen. Künstlich aber können die einzelnen Äste leicht isoliert werden. Die Fadenfedern sind mit den Konturfedern vergesellschaftet, aber von diesen verdeckt. Die Borstenfedern haben eine besser ausgebildete Fahne, gewähren aber makroskopisch den Eindruck von kurzen Stacheln. Sie sind sehr kurz; ihre Fahne ist aus starken, borstenähnlichen Ästen zusammengesetzt, sie besitzen aber einen gleichgebauten Afterschaft. Da die Äste dieser beiden Gruppen gleichgebaut sind, keine Häkchen und Wimpern besitzen, können diese beiden Federarten zusammengefafst werden. Manche Autoren (Nitsch, Gadow) sprechen

die Borstenfedern (Mundwinkel-Kinnborsten, Augenwimpern) als besondere Konturfedern an, deren Äste und Strahlen sogar fehlen können. Die Federn auf den Fufsschuppen sind Konturfedern, welche bei einigen Hühnerrassen sogar die Stärke und den Ausbau von Schwungfedern erreichen*).

Federstellung.

Bei den meisten Vögeln findet sich ein lückenhaftes Federkleid, indem die Konturfedern nicht gleichmäfsig über alle Stellen des Körpers verteilt sind, sondern in gesetzmäfsig angeordneten Reihen, den Federfluren (Federwälder, pterylae, πτερόν, Gefieder, ὕλη, Wald) stehen, welche durch federlose oder nur von Flaumfedern bedeckten Strecken, die Federraine (Apteria, ἀ-πτερόν), voneinander getrennt sind.

Eine Gruppenstellung, wie wir solche bei der Haarverteilung verschiedener Säugetiere kennen, findet sich bei den Federn nicht, und niemals kommt eine Vermehrung von Federbildungen durch Teilungen oder Sprossungen der Federfollikel zustande. Die Federn werden alle embryonal angelegt, und es findet später keine Vermehrung mehr statt. Nitzsch unterscheidet folgende Fluren:

1. Die Rückgratflur, Pteryla spinalis.
2. Die Schulterflur, Pteryla humeralis.
3. Die Oberschenkel oder Lendenflur, Pt. femoralis s. lumbalis.
4. Die Unterflur, Pt. gastraei.
5. Die Halsseitenflur, Pt. colli lateralis.
6. Die Kopfflur, Pt. capitis.
7. Die Flügelflur, Pt. alaris.
8. Die Unterschenkelflur, Pt. cruralis.
9. Die Schwanzflur, Pt. caudae.
10. Die Afterflur, Pt. ani.

Die Federraine:

Ganz nackte Raine, ohne alle Spur von Dunenfedern gibt es nicht. (Die zur Brutzeit an Brust und Bauch befindlichen Raine werden durch Verlust ihrer Flaumfedern nackt bei gleichzeitiger Vollblütigkeit der Haut, Brutflecke.)

1. Halsseitenraine, Apteria colli lateralia.
2. Rumpfseitenraine, Apteria trunci later.
3. Unterrain, Apteria mesogastraei.
4. Rückgratrain, Apteria spinale.
5. Obere Flügelraine, Apteria alae sup.
6. Untere Flügelraine, Apteria alae inf.
7. Unterschenkelraine, Apteria cruralia.
8. Kopfrain, Apteria capitis.

Farbenpigmente der Federn (Hautpigment S. 218).

Die grofse Anzahl von Pigmenten der Federn lassen sich im allgemeinen auf schwarzes, rotes und gelbes Pigment nebst Mischfarben zurückführen. In seltenen Fällen wird auch Grün durch Pigmente hervorgebracht. Der schwarze oder braune Farbstoff wird von Bogdanow Zoomelanin genannt; er ist amorph in kleineren oder gröfseren Körnchen vorhanden und schwer ausziehbar. Er soll mit dem Melanin der Chorioidea des Wirbeltierauges identisch sein. Der rote tierische Farbstoff, Zoonerythrin (Bogdanows; identisch mit Tetronerythrin Wurms) ist leicht veränderlich und ausziehbar; ohne Beimischung von Fett, Cholesterin und Lezithin konnte er noch nicht dargestellt werden; die Nuancierung des Rot beruht nach Fatio auf dem natürlichen Fettgehalt der Federn.

Gelbes Pigment, Zooxanthin-Zoofulvin, tritt meist diffus auf und tingiert daher die Federn an den Schäften, Ästen und Strahlen. Otochrin (Kühne), der

---

*) Bei einigen Vögeln (Eule, Nachtschwalbe, Perlhuhn, Sperling usw.) finden sich am Kopfe und Nacken Borstenfedern, welche, den Sinushaaren der Säugetiere entsprechend, von einem Blutsinus und von Tastkörperchen umgeben sind — Tastfedern (Sinusfedern, Vibrisse). Diese aufrichtbaren, mit Sonden vergleichbaren Federn stellen Orientierungsapparate dar. In rudimentärer Form kommen sie nach Küster vielen Vögeln zu.

gelbe Dotterfarbstoff aus den Hühnereiern, ist wahrscheinlich identisch mit dem gelben Farbstoffe der Fufsbekleidung der Vögel; Krukenberg nennt ihn Coriosulfurin und hält ihn, wie Zooneryhrin und Zooxanthin, für ein gelbgefärbtes fettes Öl.

Farben der Federn.

Die Farben der Federn sind einerseits chemische oder physikalische (strukturelle) und anderseits objektive oder subjektive.

I. Die chemischen oder Absorptionsfarben beruhen auf der Gegenwart von bezüglich gefärbtem Pigment, welches körnig oder diffus zwischen und in den Markzellen der Federn angebracht ist. Dabei kann die Pigmentierung alle Federteile treffen. Solche chemisch gefärbte Federn behalten ihre Farbe unter allen Stellungen zum Licht und Auge, sind also objektiv. Selbst bei durchfallendem Lichte wird eine rote, gelbe, braune oder schwarze Feder stets ihre Farbe behalten. Eine Ausnahme machen nur die Fluoreszenzfarben.

II. Die physikalischen oder Strukturfarben sind als objektive und subjektive anzusprechen:

Die objektiven Strukturfarben werden nicht durch ein bezüglich gefärbtes Pigment hervorgebracht, sondern beruhen auf einer Kombination von Pigment mit einer besonderen Struktur der farbig erscheinenden Federteile. Solche Farben sind Violett, Blau, Grün und in einigen Fällen Gelb. Bei durchfallendem Lichte betrachtet, verschwindet die Farbe und läfst die Feder entweder farblos oder braunschwarz, grau oder gelb je nach dem Pigment erscheinen. Die so gefärbten Federn nehmen auch unter äufseren Einflüssen (Nässe, Quetschung, Verletzung der oberen Schichten der Federteile) ein verändertes Aussehen an.

Die subjektiven schillernden Strukturfarben enthalten fast immer schwarzbraunes Pigment. Sämtliche Farben des Sonnenspektrums und ihre Kombinationen sind bei den Schiller- oder metallischen Federn vertreten.

Die Farben der Federn hängen aufser vom Pigment auch von anderen Umständen ab:

Reflexion des Lichtes: Die glatte Oberfläche des Hornüberzuges der Federn (der Schäfte, seltener der Äste) verursacht Glanz und läfst die Pigmentfarbe der Federn intensiver erscheinen.

Vollkommene Brechung aller eintretenden Lichtstrahlen, ohne Pigment, verursacht Weifs!

Diffraktion der Lichtstrahlen durch Prismen gibt alle Farben des Sonnenspektrums.

Interferenz: Farben dünner Plättchen. Sehr dünne, an sich farblose Plättchen erscheinen bei auffallendem Licht farbig (z. B. Seifenblase, angelassener Stahl). Solche Plättchen an den Federn erscheinen bei einer Dicke von 0,057 μ bläulichweifs, rot bei 0,093 μ und bei 0,246 μ, blau bei 0,180 μ. Auch wenn der hornige Überzug anderer Federteile ganz homogen und von grofser Feinheit ist, werden Interferenzfarben auftreten können.

Gitterfarbe: Perlmutterfarben werden durch ein System feiner Leisten hervorgebracht, wenn die Zwischenräume weniger als 0,05 mm betragen. Die Radien an den Rami stehen oft so gedrängt, dafs mehr als 20 auf einen Millimeter kommen, werden daher irrisieren können. Manche Federn, besonders gelbe, zeigen auf ihrer Oberfläche ein System von feinen Längsleisten und Rillen, deren Abstand oft nur 0,001 mm beträgt.

Fluoreszenz: Es ist möglich, dafs die grüne und blaue Farbe mancher Federn auf Fluoreszenz des in diffusem Zustande vorhandenen gelben und orangeroten Pigmentes beruht, wobei die Farbenkombination durch auffallendes Licht durch eine dunklere Pigmentunterlage variiert werden kann.

Die objektiven Farben der Federn können auf folgende Weise hervorgerufen werden: weifs erscheinen Federn, wenn sie pigmentfrei sind, und wenn das Licht in den zahllosen lufthaltigen Hornzellen vollkommen gebrochen ist. (Nach demselben Prinzip erscheint zermalmtes Glas weifs, und weifse Blumenblätter werden farblos, wenn durch Zerquetschen die darin enthaltene Luft ausgetrieben wird.

Rot wird durch ein rotes Pigment, nicht durch Struktur erzeugt; rote Farbstoffe sind Zoonerythrin (Tetronerythrin, Ararot), Zoorubin und Turazin.

Gelb wird meistens durch gelbes Pigment, und zwar sehr häufig in diffuser Form an allen Federteilen hervorgebracht. Aufserdem geben Längsleisten und Rillen an pigmentlosen Federteilen eine Gelbfärbung. Der gelbe Farbstoff wird als Zoofulvin bezeichnet.

Grün beruht nur in ganz vereinzelten Fällen auf Pigment, das eisenreiche Turakoverdin. In allen übrigen Fällen enthalten grüne Federn nur gelbes, orangerotes oder selbst braunes Pigment, und wird dann das Grün, welches nur bei auffallendem Lichte erscheint, bei durchfallendem aber verschwindet und die eigentliche Pigment-



farbe zeigt, durch Struktur oder Fluoreszenz bewirkt. So nahm schon Krukenberg an, dafs Grün durch gelbes Pigment mit blau erzeugender Oberflächenstruktur hervorgebracht wird. Z. B. bei Chrysotis (Amazonenpapagei) erscheint Grün nur an den Schäften der Rami, nicht aber auf den gelb oder grau gefärbten Radii. Die Schäfte der Rami sind mit einer transparenten, glatten Schicht von 0,01—0,015 mm Dicke bedeckt; darunter folgt eine Lage von durchsichtigen Polygonen und dann die pigmentierten Markzellen; an anderen Stellen fehlen die Polygone. Zur Orientierung verweise ich auf die Fig. 177 und 178, welche ähnliche Verhältnisse bei der Taube Megaloprepria und bei Pitta (Prachtdrossel) wiedergibt.

Blau: Blaue Federn, deren Farbe stets nur auf die Schäfte der Rami und der gröfseren Radii beschränkt ist, enthalten orangerotes oder braunes Pigment; blaues Pigment ist bisher noch nicht gefunden worden. Durchfallendes Licht und Zerquetschung der Feder läfst die blaue Farbe verschwinden.

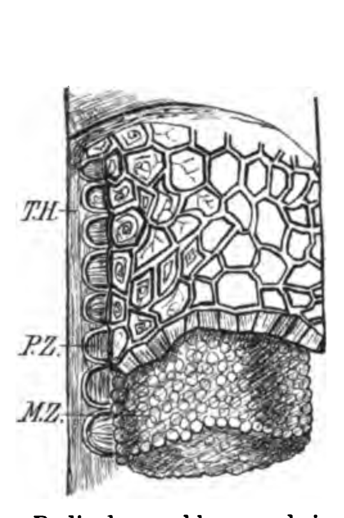


Fig. 177. Radienloser, blau erscheinender Teil eines Astes von Pitta, schematisch. (Nach Gadow.)

T.H. transparente Hülle, teilweise entfernt, darunter *P.* die Lage von polyedrischen Zellen, darunter *M.Z.* Markzellen mit schwarzbraunem Pigment.

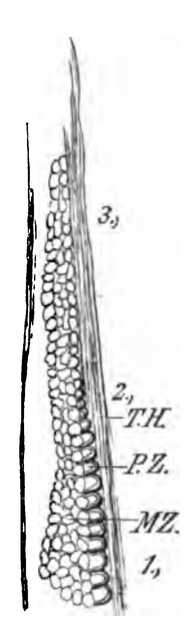


Fig. 178. Schematischer Längsschnitt eines Teiles eines Astes von Pitta. (Nach Gadow.)

Bei *1.* erscheint die Feder tiefblau, bei *2.* schwachblau, die polyedrischen Zellen werden unregelmäfsig und kleiner, bei *3.* ist kein Blau mehr vorhanden, die polyedrischen Zellen fehlen, die transparente Hülle ist dicker.

Die allen blauen Federn gemeinsame Struktur ist folgende:

1. Eine farblose, 4—7 μ dicke Hülle von Keratin, welche aus Lamellen besteht mit glatter oder granulierter Oberfläche, wobei die Erhebungen den unterliegenden Zellen entsprechen.

2. Eine Lage polygonaler Zellen (Prismazellen), von Fatio Email genannt. Die fünf- bis sechseckigen oder auch mehr abgestumpften säulenförmigen Polygone sind farblos, und jedes besitzt eine stark lichtbrechende eigene Hülle, mit einem System einer äufserst feinen Streifung parallel ihrer Achse.

3. Kleinere, mehr rundliche Markzellen mit schwarzem oder orangerotem Pigment. Die Säulenzellen sind umgewandelte Markzellen.

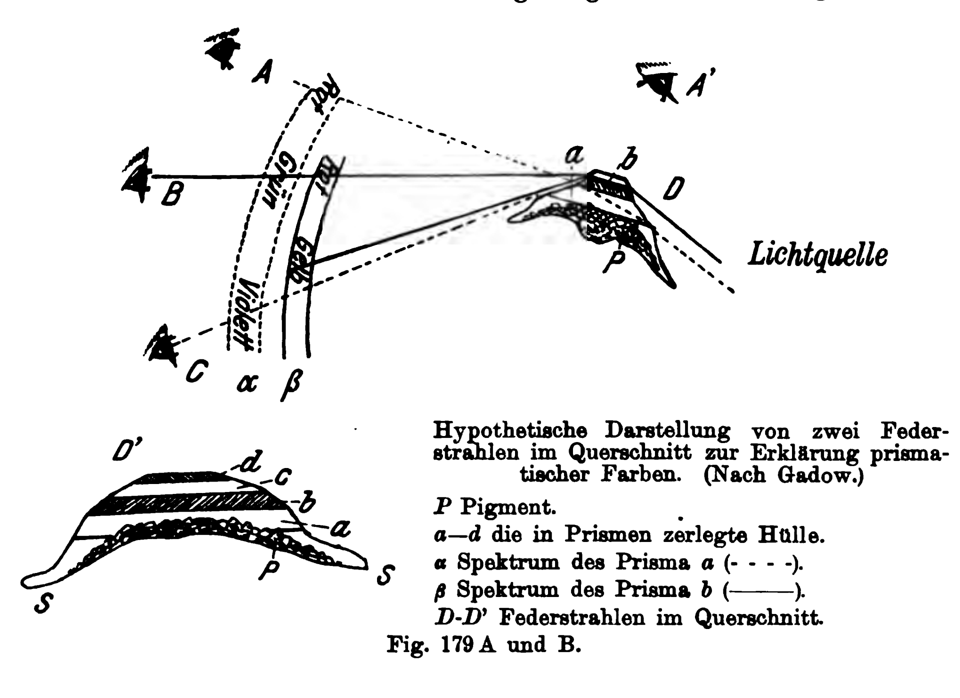
Violette Federn enthalten schwarzbraunes Pigment in den Markzellen, und die transparente Hülle zeigt feinste gewellte Längsrillen.

Orangerote Federn haben rotes Pigment mit Gelb erzeugender Oberflächenstruktur.

Die subjektiven physikalischen sogen. metallischen, Schiller- oder Wechselfarben besitzen fast alle dunkelbraunes oder schwarzes Pigment. Der Schiller beruht auf



Interferenzerscheinung, welche durch äufserst dünne, dachziegelartig sich deckende Plättchen auf der Oberseite der Radien erzeugt wird. Das Irisieren oder metallische Glänzen ist nur auf die Oberseite (laterale) der Federn beschränkt. Gadow hat hierüber auf Grund sehr ausführlicher Untersuchungen folgendes konstatiert (Fig. 179 u. 180):



Hypothetische Darstellung von zwei Federstrahlen im Querschnitt zur Erklärung prismatischer Farben. (Nach Gadow.)

P Pigment.
a—*d* die in Prismen zerlegte Hülle.
α Spektrum des Prisma *a* (- - - -).
β Spektrum des Prisma *b* (———).
D-*D'* Federstrahlen im Querschnitt.

Fig. 179 A und B.

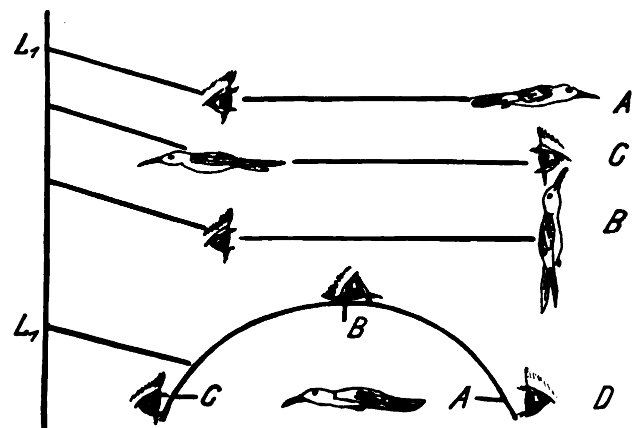


Fig. 180. Die drei Normalpositionen. (Nach Gadow.) *L* Lichtquellen.

Die metallisch glänzenden Federn erscheinen schwarz, wenn unser Auge sich mit der Lichtquelle und der Federfläche in einer Ebene befindet, gleichgültig ob das Auge zwischen Licht und Feder oder die Feder zwischen dem auffallenden Licht und dem Auge sich befindet.

Bewegt sich das Auge von *A* nach *C*, so erscheint die Feder nach und nach in allen Farben, die sie überhaupt zu zeigen fähig ist, und zwar in der Reihenfolge des Sonnenspektrums. Da die roten Farben näher bei *A*, die blauen bei *C* erscheinen, so können diese Farben nur durch Prismen hervorgebracht sein. Es gibt keine Federn, die von *B* nach *A* bewegt, sondern immer von Rot nach Violett. So kann eine in Position *B*

blaue Feder nach C nur noch violett werden, eine violett glänzende kann nur noch schwarz werden. Eine metallisch glänzende Feder kann, abgesehen von Schwarz, sich in ihren Farben nur innerhalb der Spektrumsskala bewegen, aber niemals grau oder braun erscheinen. Zur Erklärung dieser Farben wird angenommen, dafs die Oberfläche der transparenten Schicht der Federn aus kleinen Prismen, deren Kanten nach oben gerichtet sein würden, zusammengesetzt ist (Fig. 179). Jedes Prisma wird in der abgebildeten Stellung ein Spektrum entwerfen; das Auge in A wird rot, in B grün, in C blau sehen; in A und hinter C dagegen befinden sich keine Strahlen oder wenigstens nur unsichtbare, und die Feder wird dort schwarz erscheinen. Sind die Prismen alle einander parallel, so wird die Feder alle Farben zeigen; andernfalls werden die Spektra einander unter Umständen decken und nur wenige Farben sichtbar werden lassen.

Da bei farbiger Darstellung von Vögeln mit Metallfarben auf ihre Stellung zum Licht und Auge des Beschauers oder der Bildfläche zu achten ist, dies aber durchaus nicht immer berücksichtigt wird, hat Gadow drei Normalstellungen (Positionen) vorgeschlagen, nämlich (Fig. 180):

Position A: Das Auge des Beobachters befindet sich zwischen Licht und Vogel. Der Vogel selbst oder vielmehr der zu untersuchende Teil liegt horizontal in derselben Ebene mit dem Auge und der Lichtquelle.

Position B: Stellung des Auges zwischen Licht und Objekt, aber die Fläche des Objektes rechtwinklig zur Lichtquelle. Dies ist naturgemäfs die gewöhnliche Stellung bei Untersuchungen.

Position C: Objektfläche nahezu in derselben Ebene mit Licht und Auge, aber zwischen beiden.

In Position A sind die Federn meistens schwarz oder nur mit geringem Farbenschimmer. Manche Vögel mit metallischem Gefieder wechseln nur innerhalb weniger Farben, andere dagegen gehen fast durch das ganze Spektrum.

Anormale Färbungen können auftreten in der Form des Albinismus, Fehlen des schwarzen Pigments, Melanismus, Überhandnehmen des schwarzen Pigments, Xanthochroismus, Abschwächung von Rot oder Grün zu Gelb; das Gegenteil hiervon ist der Erythrismus. Äufsere Ursachen vermögen die Färbung zu beeinflussen, so verhindert Verletzung des Federkeimes die Ablagerung von Pigment, und durch Fütterung gewisser Nahrungsstoffe bezw. organischer Farbstoffe können verschiedenartige Färbungen künstlich hervorgebracht werden.

Als Gesamtzeichnung eines Vogels wird die Zeichnung der Summe aller unbedeckt bleibenden peripherischen Anteile der Federn gedeutet. Die Farbenmuster haben in der Systematik bedeutenden taxonomischen Wert.

Elektrische Eigenschaften.

Die Federn besitzen eine idio-elektrische Eigenschaft, und diese ihre Ladungen werden durch Reibung mit der Luft erzeugt und durch die Reibung der Federn aneinander wesentlich erhöht. Dabei besteht eine Polarität der Federn insofern, als die in der Textur dem Flaum näherstehende Feder immer negativ wird gegen die der Schwungfeder näherstehende, welche positiv wird. So wird durch Reibung der Dunenteil einer Feder negativ, der eigentliche Federteil der Fahne positiv elektrisch. Eine weitere Quelle der Reibungselektrizität im Gefieder bilden auch die Verschiedenheiten der oberen und unteren Fläche von sonst einander nahestehenden Federn, und zwar wird immer die untere Fläche gegen die obere negativ. Im Leben des Vogels bewirken diese Ladungen eine zweckmäfsige Anordnung und Verteilung des Federpelzes, indem sie einerseits durch gleichmäfsige Verteilung der zarten Horngebilde eine Schicht von schlechter Wärmeleitung, anderseits eine dichte, gegen Wasser und mancherlei Insulte schützende, oberflächliche Lage der derberen Horngebilde zu schaffen beitragen. Hierbei ist auch das Bearbeiten der Federn mit dem Schnabel zu berücksichtigen und mancherlei Prozeduren, welche als sogen. Putzen aufgefafst werden, stehen zu den elektrischen Ladungen in gewissen Beziehungen.

Entwicklung der Federn.

Es wird vom Standpunkt der Phylogenie angenommen, dafs die Federn der Vögel homolog sind den Schuppen der Reptilien, und dafs diese Schuppen die morphologische Grundlage der Federn darstellen. Die Begründung dieser Annahme liegt in der teilweisen Übereinstimmung der ersten Entwicklungsvorgänge der Schuppen und Federn.

Für die Entwicklung der Feder kommt zunächst in Betracht, dafs dem definitiven Federkleid (Alterskleid) die Bildung eines embryonalen Jugendkleides vorangeht, demnach eine Entwicklung der Erstlingsfeder (Nestlingsdune, Embryonaldune, Erstlingsdune) und eine Entwicklung der definitiven, bleibenden Feder zu unterscheiden ist. Das Jugendkleid oder Nestkleid setzt sich aus Federformen zusammen, welche

ganz wesentlich von den Federn des erwachsenen Vogels abweichen. Im allgemeinen haben sie dunenähnlichen Charakter. Auf der morphologisch niedersten Stufe stehen die Erstlingsfedern des Hühnchens, denn sie sind rein pinselförmig und bestehen nur aus einer geringen Anzahl von ganz gleichwertigen, einfachen Ästen. Eine höhere Stufe nehmen die Erstlingsfedern der Taube ein, welche zahlreiche Strahlen an den aus Mark- und Rindensubstanz bestehenden Ästen besitzen. Darauf folgen diejenigen der Ente, bei welchen einige Äste in der Nähe ihrer Basis mehr oder weniger miteinander verbunden sind und einen kurzen dünnen Schaft bilden.

Erstlingsfeder.

Die ersten Anzeichen der Entstehung der embryonalen Federn treten am 5. Tage der Bebrütung in Form kleiner rundlicher weifser Fleckchen (Fig. 181) auf, welche sich in bestimmter Anordnung (deutlich am 8. Tage) entsprechend der späteren Flur und Raineinteilung in der durchsichtigen Haut zeigen. Im Bereiche dieser Fleckchen hat sich die Epidermis und das Corium bereits verdickt. Hand in Hand mit der Vermehrung der Epidermiszellen, welche eine Vorwölbung nach aufsen bedingen, geht eine Vermehrung der Coriumzellen, so dafs der Innenraum dieses Epithelwärzchens (Höckerchen Fig. 182) gleichsam von einer Pulpamasse erfüllt wird. So entsteht der Federkeim, welcher sich aus der bindegewebigen Papille (Pulpa) und dem epithelialen Epidermisüberzuge (Federkeimwand) zusammensetzt. Die vordere, orale Wand wächst jetzt rasch, bis das ganze Wärzchen rückwärts geneigt wird, wobei zunächst eine weitere Verdickung nur am Scheitel des Keimes erfolgt. Hat aber die Krümmung ihren Höhepunkt erreicht, tritt ein schnelles, gleichmäfsiges Wachstum von allen Seiten der Papillenwände auf, wodurch der Federkeim jetzt die Gestalt einer langen zylindrischen, rückwärts geneigten Zotte (Fig. 183) erhält. Zwischen den beiden ursprünglichen Epithellagen sind durch die Zellvermehrung der Basalzellen reichlich Intermidiärzellen (Rundzellen nach Studer und Klee) gebildet worden, welche als zusammenhängende Schicht den ganzen Federkeim umhüllen (unmittelbar innerhalb der Epitrichialschicht). Die äufseren dieser Intermediärzellen, welche sich abplatten, stellen die zukünftige Federscheide vor; die inneren werden zum Aufbau der Federteile verwendet. In diesem Stadium besteht demnach der Federkeim aus der Papille, der blutgefäfsführenden Zellenmasse des Coriums und einer dreischichtigen Epidermis (basale Zylinderzellen—Intermediärzellen, Epitrichium). Am oberen Teil der Federkeimwände geht eine ungeheuer rasche Produktion von Intermediärzellen vor sich, bis die Wände fast auf einmal ihre volle Dicke erreichen. Jedoch findet dies nicht gleichmäfsig im ganzen Umkreis der Federkeimwand statt, sondern so, dafs eine Anzahl Verdickungen in Form von Leistchen gegen die Papille vorspringen, welche dann ihrerseits durch Furchen (Negativprozefs) (Fig 185) getrennt sind. Diese Bildung der Längsleisten beruht auf zwei Prozessen: erstens auf einer rascheren Erzeugung der Intermediärzellen in einigen Teilen der Zylinderzellenlage und zweitens auf einer



Fig. 181. Fleckchen.



Fig. 182. Höckerchen.

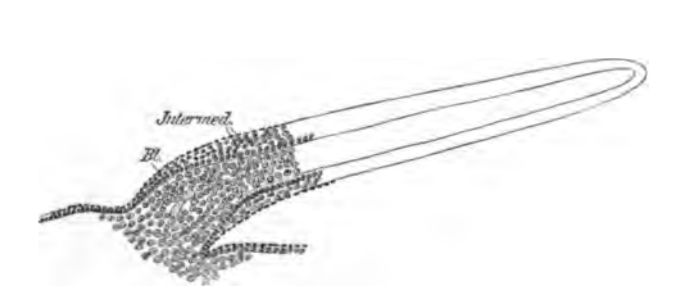


Fig. 183. Zotte.

Fig. 181, 182, 183 (nach Davies) drei aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung der Erstlingsfeder der Taube.

später eintretenden, nach aufsen gerichteten Ausbreitung der Zylinderzellenlage zwischen den Intermediärzellen in denjenigen Teilen, wo die Erzeugung der letzteren weniger stattgefunden hat. Eine andere Auffassung der Leistenbildung hat Klee: Nach ihm leitet nicht das Epithel, sondern die Papille diese Bildung von Längsleisten ein, indem sie langgezogene Zellen radiär zwischen die Zylinderzellen sendet und diese dann in Gruppen teilt. Dem Aufwärtswachsen des Federkeimes über die Haut-

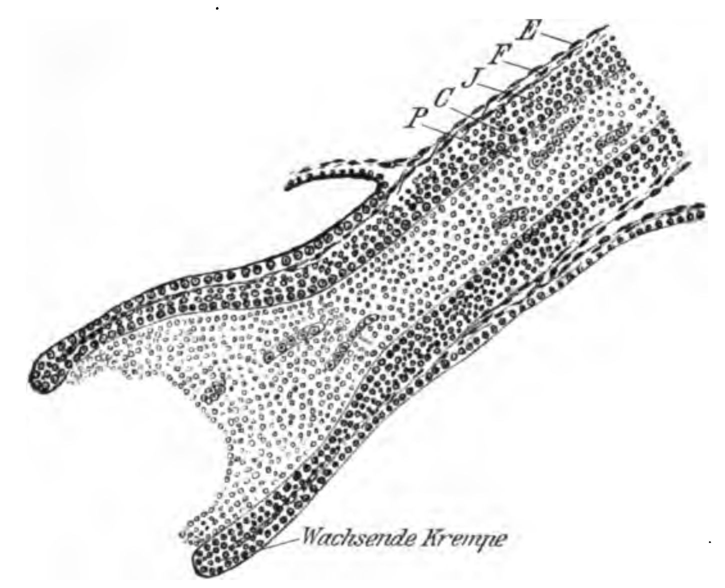


Fig. 184. Längsschnitt durch die einwachsende Basis eines Erstlingskeimes (Zotte). (Nach Davies, verändert.)
E Epitrichium. *F* Federscheidenzellen. *C* Stratum basale. *P* Papille. *J* Intermediärzellen der Längsleisten.

oberfläche folgt nun eine Zellvermehrung am Grunde der Federzotte mit der Wachstumsrichtung nach abwärts in die Tiefe des Coriums (Fig. 184). Das gleichsam an der Papillenwandfläche abwärts gleitende Epithelrohr besteht aus zwei Zellmembranen, die am unteren Ende ineinander übergehen. Die innere Membran, welche die Fort-

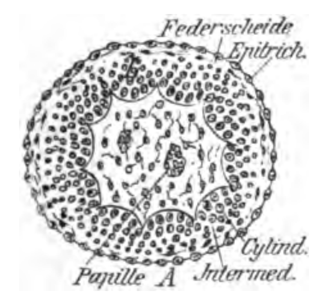




Fig. 185. Querschnitte durch zwei verschiedene Erstlingskeime (Zotte). (Nach Davies.)
A Leistenbildung. *B* Die Zylinderschicht erreicht zwischen den Leisten die Federscheide.

setzung des Keimwandepithels darstellt, setzt sich aus mehreren Zellschichten zusammen; die äufsere, einschichtige Membran hängt mit der Zylinderzellenschicht der Epidermis zusammen. Epitrichialschicht und die äufseren Epidermislagen stülpen sich nicht mit ein, sondern gehen von der Körperoberfläche direkt auf die Federzotte über, so dafs demnach keine offene Federtasche geschaffen wird. Die am Scheitel der Einwucherung gelegenen Zellen produzieren dann nach obenhin etwas abge-

plattete und ausgezogene Zellen, Elemente der Federscheide; die Längsleisten der Federkeimwände nehmen allmählich an Gröfse ab in dem Mafse, als sie sich unter das Niveau der Haut erstrecken. Das zahlreiche Gewebe der Papille nimmt mehr und mehr eine bindegewebige Struktur an unter Ausbildung eines mächtigen Kapillarnetzes. Die Epitrichialschicht verhornt allmählich; später wird sie durch das Vordrängen des wachsenden Federkeimes zerrissen, von den nachwachsenden Teilen abgelöst, und ehe der Vogel das Ei verläfst, ist sie bereits abgestreift worden. Während nun das Wachstum des ganzen Federkeimes durch die Zellvermehrung an dessen Grunde besorgt wird, gehen in den oberen Bezirken der Epithelwandung Veränderungen vor sich, welche die Intermediärzellenleisten in die Äste der Erstlingsfeder umgestalten, wobei vor allem die Längenzunahme der Intermediärzellen selbst in Betracht gezogen werden mufs. Jede Leiste besteht zu dieser Zeit aus Zellen der inneren Intermediärschicht; zwischen den einzelnen Leisten liegt die Zylinderzellenschicht in doppelter Lage, und alle zusammen sind aufsen von der Federscheide, d. h. den zusammenhängenden äufseren Intermediärzellen, eingeschlossen. Die Leistenzellen, welche unter sich durch feine Ausläufer (Zähnchen) und Kittsubstanz verbunden sind, wachsen stark in die Länge ohne Breitenabnahme. Dabei wird die Zylinderzellenschicht passiv stark in die Länge gestreckt und schliefslich in ein feines Protoplasmahäutchen ausgezogen. Die Zylinderzellenschicht trennt einerseits die einzelnen Intermediärleisten (Säulen) voneinander durch ihr Dazwischentreten, anderseits befestigt sie jede Leiste an die Federscheide, ähnlich wie das Peritoneum das Darmrohr an die Körperwand. Mit anderen Worten: Es steckt jede Leiste (Dunenast) in einem Futteral der plattausgezogenen Basalschicht. Alle diese Veränderungen: das Wachstum der Intermediärzellen, die Ausbreitung der Zylinderzellen und des Pulpagewebes zwischen jene, sowie die Trennung der Intermediärzellensäulen von der Federscheide beginnen am Scheitel und schreiten allmählich nach unten gegen den Grund fort, während von hier aus der ganze Federkeim nach oben geschoben wird. Die Ausbildung der Äste der Erstlingsfeder findet mit der Verhornung der Leistenzellen ihren Abschlufs. Nach Lwoffs Beobachtungen über die Entwicklung der Hornzelle in der Rindensubstanz der Feder besteht die Verhornung in einer Differenzierung des Zellprotoplasmas in eine Anzahl von parallelen Hornfibrillen, welche durch eine Zwischensubstanz fest miteinander verbunden bleiben, und in deren Mitte der Kern seine Lage beibehalten kann. Wenn die Verhornung auf den basalen in der Haut gelegenen Teil des Federkeimes, wo die Längsleisten bereits verstreichen, übergreift, wird ein kurzer Zylinder gebildet, die Dunenspule. An der Bildung nehmen alle Zellagen teil, welche von der Basalschicht der Feder stammen, also diejenigen Intermediärzellen, welche die Federscheide bilden, und jene, welche oben die Äste gestalten. Die Zylinderzellenlage bleibt unverhornt um die Papille herum. Bei der Embryonalfeder der Taube ist häufig die Leistenteilung auch in der Spule schwach angedeutet. Geht die Verhornung der Federscheide und der Äste zu Ende, dann drängt sich die Zylinderzellenschicht durch Zurückziehung zwischen den Ästen auf das Papillengewebe von diesen und bleibt nunmehr an einer Stelle mit der Federscheide durch Zellfortsätze in Form von Längslamellen im Zusammenhang, so dafs der Raum zwischen Papille und Federscheide in eine Reihe von Längsfächern geteilt erscheint, von denen jedes von einem Ast eingenommen wird. In der Gegend der Dunenspule geht dann der Prozefs der Federseelenbildung vor sich, wobei eine Reihe von konischen, hornigen Kappen gebildet wird, jede unterhalb und teils innerhalb der anderen und an ihren Spitzen durch eine hornige Faser miteinander verbunden. Diese Kappen entstehen nach Davies auf folgende Art: Das Pulpagewebe wird fortwährend am obersten Ende absorbiert, und die Zylinderzellenlage, welche eine gewisse Elastizität besitzt, zieht sich gleichmäfsig zusammen. Wie sie sich zusammenzieht, nimmt sie an Dicke zu, und wie sie an Dicke zunimmt, beginnt sie an ihrer Oberfläche eine Lage von Zellen zu bilden, welche bald das Aussehen von verhornenden Zellen annehmen. Die Steifheit dieser oberen verhornenden Schicht gebietet eine Zeitlang der weiteren Zusammenziehung der Zylinderzellenlage Einhalt, aber wenn die obere Schicht fertig ist, trennt sich die untere von ihr ab und zieht sich wieder zusammen, zuerst rasch -- bis das Gleichgewicht zwischen der Elastizität der Zylinderzellenschicht und dem Widerstand des Papillengewebes wiederhergestellt wird –, dann langsamer, bis sie wieder einen gewissen Grad von Dicke erreicht hat, und der Prozefs von neuem sich wiederholt. Die Zylinderzellenlage trennt sich zuerst von den Seiten ab und dann von der inneren Fläche der Hornkappen, von unten nach oben und vom Rande nach dem Zentrum, bis sie schliefslich nur durch einen ausgezogenen protoplasmatischen Fortsatz mit der Unterfläche des Scheitels der eben vollendeten Kappe verbunden ist. Dieser Fortsatz läfst die hornige Faser hervorgehen, welche die Spitzen der aufeinanderfolgenden Kappen verbindet. Die Höhlung unterhalb jeder Hornkappe scheint zuerst mit Plasma erfüllt zu sein, welches später allmählich verdunsten mufs. Demnach werden diese Hornkappen von der in Intervallen zurückweichenden Zylinderzellenlage geformt, ohne dafs sie neue Zellen produzieren. Mit dem Rückzuge der Pulpa und der vollendeten Verhornung aller Teile nimmt die Entwicklung der Nestlingsfeder ein Ende. Die

Federscheide und damit auch die Epitrichialschicht, welche mit der Federscheide, sowie die Feder aus der Haut hervorragt, verklebt, fallen nach dem Ausschlüpfen als Schorf ab, und die Äste breiten sich über die Oberfläche aus. Um den in der Haut steckenden Teil der Federscheide erstreckt sich nunmehr von der Oberfläche her ein Spalt nach unten und läfst die Höhlung der Federtasche hervorgehen. Bei der verschiedenen Beschaffenheit der Erstlingsfedern verschiedener Vögel unterliegt der Entwicklungsvorgang jeweiligen Variationen, ohne im Prinzip abzuschwenken. Hat der junge Vogel das Ei verlassen, so verliert sich die Federscheide, indem sie sich ähnlich wie vordem die Epitrichialschicht in Fetzchen ablöst. Auch die von der Zylinderzellschicht der Papille herrührenden Umhüllungen der Äste gehen verloren.

Ersatzfeder (bleibende, endgültige, definitive Federn, Alterskleid).

Die Ausbildung der endgültigen Federn, welche das typische Federkleid einer Vogelart zusammensetzen, schliefst sich unmittelbar an die Entwicklung der Erstlingsfedern an, noch während des Eilebens, und zwar gibt ein und dieselbe Papille den Mutterboden ab für Erstlings- und Ersatzfeder. Die definitiven Federn entstehen als direkte Nachkommen der Embryonalfedern; ausgenommen sind nur die Fadenfedern, für welche die Embryonalfeder zwar nicht als ontogenetische, aber doch als phylogenetische Vorläufer gedeutet wird. An den aufspriefsenden Schwungfedern, Steuerfedern und gröfseren Konturfedern können die auf ihrer Spitze sitzenden Erstlingsfedern leicht beobachtet werden. Von der wachsenden Feder wird zuerst die Spitze fertig, dann die peripherischen Teile der Äste, zuletzt der Schaft und seine Umgebung; auch hinsichtlich ihrer Färbung und in der Ausbildung der basalen Spule mit der Federseele findet die Entwicklung ihren Abschlufs.

Der Keim der Ersatzfeder ist in einer Verlängerung der Embryonalpapille nach abwärts begründet, wobei der Follikel und der Federkeim, in die Tiefe rückend, gleichsam einen zweiten, gröfseren und weiteren Follikel und eine zweite Papille entstehen lassen. Der definitive Federkeim ist von Anfang an breiter als der embryonale. Bevor noch die Spulenbildung der Erstlingsfeder zum Abschlufs kommt, also noch vor dem Rückzuge der Embryonalpapille, erweitert sich das in der Haut eingesenkte Ende des Erstlingsfederkeimes zu einer breiteren Papille, und die am Keimgrund gelegene epitheliale Krempe wächst tiefer in das Corium vor. Hat die nach unten wachsende Krempe, welche zunächst aus drei Zellagen besteht, ihre Wachstumsgrenze erreicht, so nähern sich ihre Ränder und engen als Nabel (Umb. inferior) die Papille hier ein. In der anfangs soliden Einsenkung tritt dann durch die Fortsetzung des mit dem Verluste der Erstlingsfederscheide entstandenen Spaltes nach abwärts eine Trennung des Federfollikels vom Federkeim auf, wobei in den frühen Entwicklungsstadien die Federscheide teilweise noch mit dem verhornten Follikelepithel (der Balgscheide) durch Hornfasern zusammenhängt. Der bindegewebige Teil des Federfollikels, der eigentliche Federbalg, wird durch den Einsenkungsvorgang der Embryonalspule und des definitiven Federkeimes passiv mit nach unten gedrängt und zu einer Tasche ausgezogen.

Die Folge der nach unten gerichteten Einsenkung ist die Erzeugung des Federfollikels und die Verlegung des Grundes der sich entwickelnden definitiven Feder in beträchtliche Tiefe unterhalb der Hautoberfläche. (Fig. 184.)

Die Leistenbildung, die Grundlage der Fahnenteile, geht anders als im Erstlingskeim vor sich. Die Epithelwände des Embryonalkeimes sind am Grunde dünn, und die Leisten erscheinen als Verdickungen derselben. Im definitiven Federkeim dagegen bekommen die Wände unmittelbar über dem Nabel eine bedeutendere Dicke und sind in parallele Längsleisten geteilt. Diese Leisten entstehen als Falten der sich in horizontaler Richtung (d. h. in der Querschnittsebene des Federkeimes) vermehrenden Zylinderzellen und schieben sich nach aufsen zwischen die Intermediärzellen, welche gleichzeitig in eine Reihe von parallelen Gruppen getrennt werden. Dabei kommt jede Gruppe zwischen zwei Falten der Zylinderzellenlager zu liegen. Die Leisten an der Spitze des Federkeimes, also die obersten Federäste, gehen direkt in die Embryonalspule (bei vollkommener Verschmelzung der Äste) oder in die Leisten der Embryonaläste über. Dabei können mehrere Federäste in einen Embryonalast übergehen, und eine typische Embryonalspule löst sich oft in 4—5 grofse Teilstücke auf, welche erst allmählich sich weiter zerteilen. Die Leisten dehnen sich nur auf einer Seite der Federkeimwände aus, und zwar auf der oberen oder äufseren Fläche der künftigen Feder, während auf der entgegengesetzten unteren Seite zunächst noch ein leistenfreier Raum besteht. In der Mitte der dorsalen Oberfläche verschmelzen dann die Leisten zum Schaft (die oberste Spitze des Schaftes wird bei der Taube und der Ente aus zwei gleichwertigen Leisten zusammengesetzt), während die auf der medialen Seite fortwährend sich neubildenden Leisten im spiraligen Verlauf auf die laterale Wand zum Schaft hinziehen. Jede Leiste ist am schmälsten an der medialen Wand, wo sie beginnt, und wird allmählich gröfser, sowie sie sich abwärts und lateral wendet. Die Differenzierung der Intermediärzellen in Rinden- und Marksubstanz und die Bildung

der Äste und Strahlen lassen folgende Veränderungen vor sich gehen: Anfangs besteht jede Leiste des definitiven Federastes aus einer Masse gleichartiger Intermediärzellen. Doch werden bald die äufsersten Zellen auf jeder Seite einer Leiste im distalen Bezirke hoch und zylindrisch und werden von den übrigen durch zwei Längsfurchen

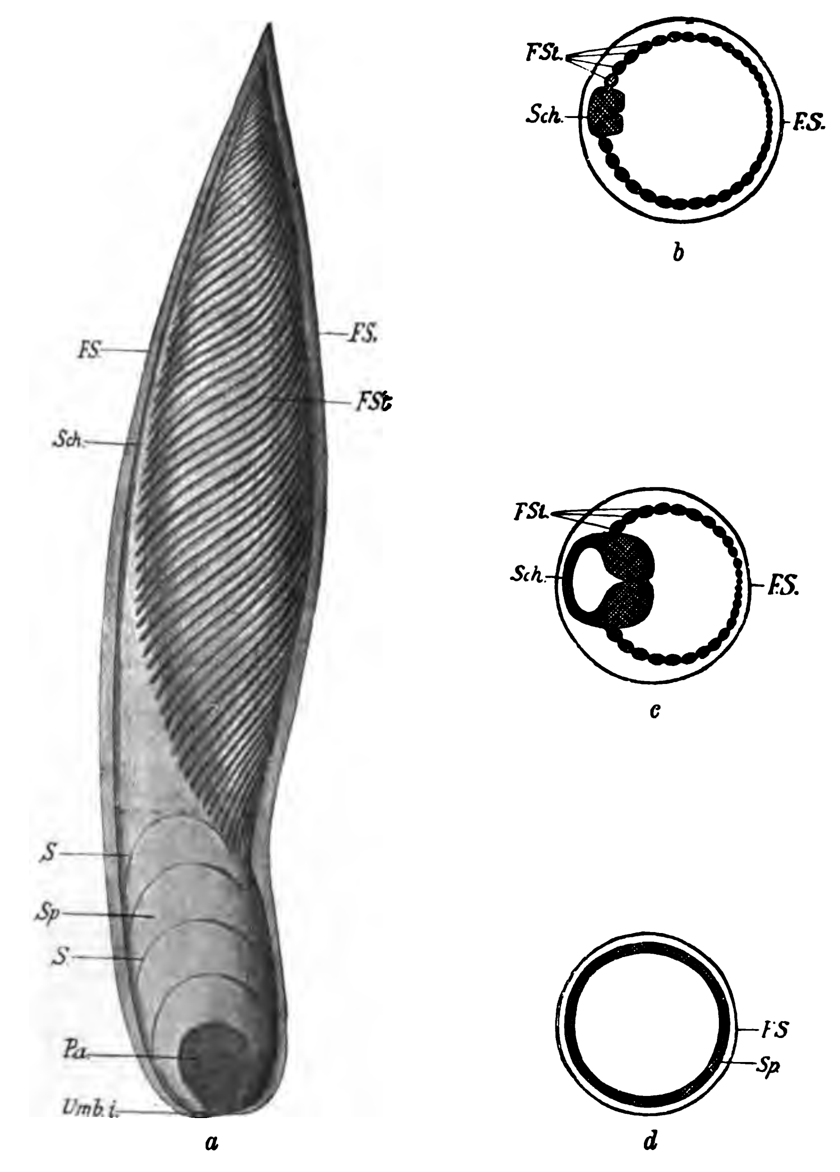


Fig. 186. (Nach Keibel, Nomenclatur verändert.) *a* Schematische Darstellung einer definitiven Scheidenfeder, durchscheinend gedacht. *b* Querschnitt im Gebiet der Federfahne. *c* Querschnitt im Gebiete des Umbil. sup. *d* Querschnitt im Gebiete der Spule. *Sch.* Schaft. *Sp.* Spule. *FSt.* Äste (Rami). *Pa* Papille. *S* Federseelenkappen.

getrennt, in der Richtung von der Federscheide gegen die Papille hin, und zwar in Querschnittsbilder bis fast $^{2}/_{3}$ Leistenhöhe. An der Leistenbasis bleiben die Intermediärzellen unverändert. Jede Leiste besteht aus einem Körper, welcher an seinem proximalen (basalen) Ende am dicksten ist, gegen die Federscheide hin distal etwas dünner wird, und aus zwei Flügeln, die an der Leistenbasis befestigt sind. Der Körper

bildet einen Ast (Ramus) der in Entwicklung begriffenen Feder und die die Flügel zusammensetzenden Zellen die Strahlen (Radii) (Fig. 187 und 188). Die in der Mitte des Leistenkörpers gelegenen Intermediärzellen geben die Marksubstanz des Astes. Sie

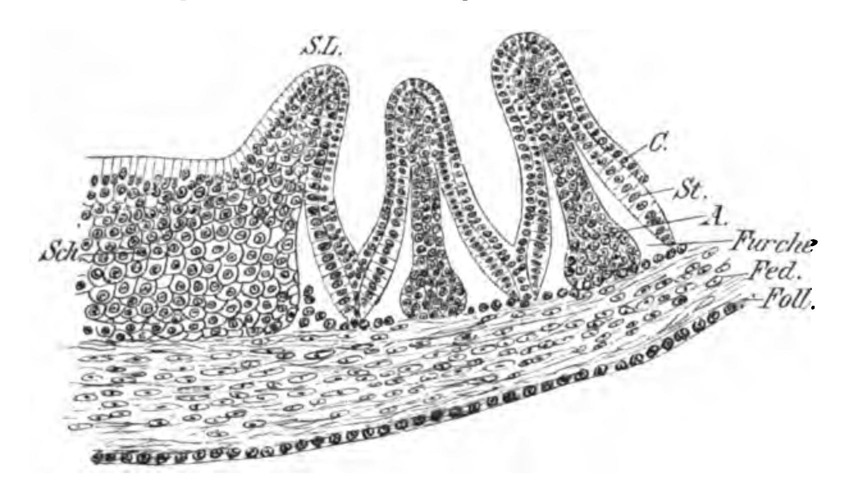


Fig. 187.

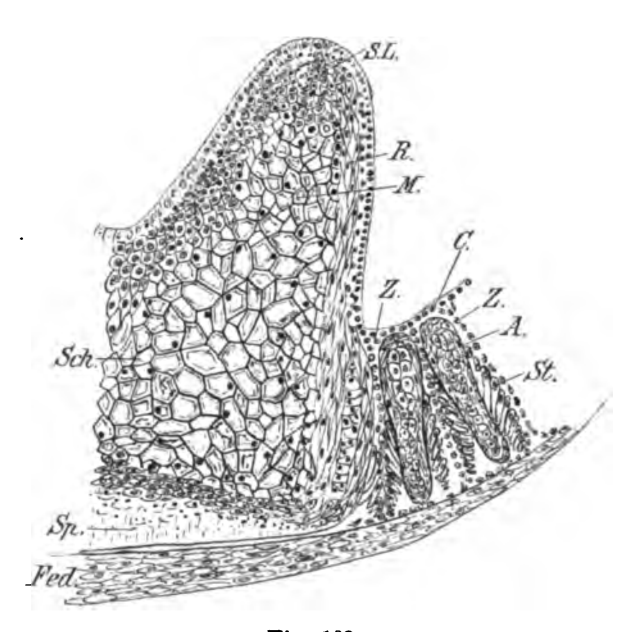


Fig. 188.

Zwei Querschnitte durch einen definitiven Federkern in verschiedener Höhe (verschiedenen Stadien entsprechend, nach Davies).

A. Ast (zentrale Masse der Intermediärzelleisten). *St.* Strahlen (laterale Zellen der Intermediärzelleisten). *Sch.* Schaft. *R.* Rindensubstanz. *M.* Marksubstanz des Schaftes. *Sp.* Spina calami. *SL.* Seitenleisten des Schaftes. *C.* Zylinderzellschicht. *Fed.* Federscheide. *Foll.* Federfollikel (Balgscheide). *Z* Zellen, die die Hornscheidewände zwischen zwei Ästen bilden.

vergröfsern sich unter gegenseitigem Druck zu polyedrischen Zellen, in derem Innern sich Flüssigkeit ansammelt, wodurch das Protoplasma an die Peripherie verdrängt wird; sodann beginnt der Verhornungsprozefs in der Protoplasmalage. Nach Vollendung

dieses Prozesses sind die einander anliegenden Wände der Nachbarzellen nicht mehr deutlich voneinander unterscheidbar. Die mehr peripher liegenden Intermediärzellen des Leistenkörpers wandeln sich allmählich in abgeplattete Hornfasern um und bilden die Rindensubstanz der Äste. Die Übergangsformen von Rinden- zu Markzellen lassen die Markzellen als stark modifizierte Hornzellen erkennen. Die Zellen der Leistenflügel wachsen in die Höhlung der sie vom Körper trennenden Furche vor. Zunächst der Leistenbasis stehen die zelligen Elemente mehr parallel der Leistenachse; mit der zunehmenden Entfernung gehen sie über in gebogene, schmal ausgezogene Zellen. Die äufsersten, distalen Zellen jedes Flügels behalten die frühere runde Gestalt bei.

Die vertieften Basalzellen eines Strahles lassen ein plattenartiges Gebilde, welches der Luft Widerstand bieten soll, das sogen. Strahlenblatt. hervorgehen. Dagegen formieren die runden Zellen die schachtelhalmartige, stäbchenförmige Strahlenspitze. Die Zellen an den äufseren Enden der Strahlen der vorderen Reihe — also die gegen die Federspitze gerichteten Strahlen — entwickeln abwärts gerichtete Fortsätze mit hakenförmigen Enden, die Hamuli. Wenn die Strahlen sich ausbreiten, kreuzen die stäbchenartigen Enden jeder vorderen Reihe diejenigen der hinteren Reihe fast im rechten Winkel; dabei gehen jene der vorderen Reihe (Hakenstrahlen) über jene der hinteren Reihe (Bogenstrahlen) hinweg. Die Häkchen fügen sich in die freien Stäbchen oder in die Kantenrinne der Bogenstrahlen ein, und auf diese Weise werden beide Reihen der Strahlen miteinander verbunden.

Das Längenwachstum der Zellen, welche Äste und Strahlen zusammensetzen, geschieht in gleicher Weise wie bei der Erstlingsfeder. Die Spitzen der Äste pressen sich gegeneinander und schieben sich längs der Federscheide nach aufwärts. Die Zylinderzellenlage erstreckt sich zwischen die in Entwicklung begriffenen Leisten, bis sie die Federscheide treffen, und manchmal scheint sie sich auch zwischen die Leisten und die Federscheide auszudehnen und so sich zu einem Köcher um die einzelnen Äste zusammenzuschliefsen. Die Intermediärzellen der Ast- und Strahlenleisten einerseits und der Federscheide anderseits sind schon vor Beginn der Leistenbildung deutlich voneinander verschieden. Die Papille trennt sich sehr bald von der Spitze der Feder, indem sie den Prozefs des Rückzuges und der Hornkappenbildung noch einmal beginnt. Das Gewebe der Papille wird am oberen Ende resorbiert, während es an ihrem unteren noch aus in Vermehrung begriffenen Zellen zusammengesetzt ist. Während der Entwicklung der Äste und Strahlen nehmen die Leisten an Dicke zu, und infolge dieser Zunahme werden die zwischen den Leisten befindlichen, von der Papille eingenommenen Räume entsprechend verkleinert, und die Zylinderzellen auf den Seiten der benachbarten Leisten werden eng aneinander gebracht. Schliefslich zieht sich die Zylinderzellenlage zwischen den vollendeten Strahlen zurück, läfst jedoch eine Anzahl Zellen zurück, welche, allmählich verhornend, eine Reihe von Hornscheidewänden entstehen lassen. Diese Hornwände sind locker mit der Federscheide an ihren äufseren Enden verbunden und vereinigen sich an ihren inneren Enden fest mit den Hornkappen, sobald diese letzteren gebildet werden, und geben diesen ein gestreiftes Aussehen. Das Wachstum des ganzen Federkeimes schreitet wie embryonal durch Zellvermehrung an seinem Grunde fort; hierbei steht die Zellvermehrung des Epithels zum Wachstum der Federteile und die Zellvermehrung des Coriums zur Verlängerung der Papille in direkter Beziehung. Die Papille hat unter den zwei letzten Hornquerwänden, welche den Abschlufs der Embryonalspule besorgen, ihre Lage behalten, indem der Resorptionsprozefs sistiert scheint, und einige Tage nach dem Ausschlüpfen beginnt das Aufwärtswachsen des definitiven Federkeimes. Ist derselbe etwas in die Höhe gewachsen, so hat er das Aussehen eines Stachels, welcher auf seiner Spitze eine Embryonalfeder trägt. Bei der sich entwickelnden Feder bilden die Zylinderzellen nur in den allerfrühesten Stadien an allen Teilen der Papille beständig verhornende Epidermiszellen; später wird die Produktion der Epidermiszellen, die dazu bestimmt sind, Federteile zu bilden, ganz auf die Seiten der Papille beschränkt, und die Zylinderzellen der Keimspitze lassen nur eine Membran zustande kommen, welche die wachsenden und verhornenden Epidermiszellen von dem Papillengewebe trennt. Mit fortschreitender Ausbildung der Federteile zieht sich die verlängerte Papille wieder zurück, und die Zylinderzellen lassen hornige Gebilde hervorgehen, ähnlich der Federseele.

Ist die Spitze der Feder fertig, so beginnt die Federscheide in der Regel zu vertrocknen und in Stücke zu zerfallen. Die Entwicklung des Schaftes beginnt mit der Verschmelzung zweier Leisten, welche den oberen Teil des Schaftes bilden. Die an der dorsalen (äufseren) Seite der Feder gelegenen Zylinderzellen lassen immer neue Intermediärzellen, die Bildungszellen des Schaftes, entstehen, nachdem jede andere Zellvermehrung auf dieser Höhe aufgehört hat. Mit dem Aufwärtswachsen des Federkeimes nimmt auch der Schaft an Länge und Dicke zu, wobei aber die Seitenteile (Fig. 187 u. 188, *SL.*) des Schaftes schneller wachsen als der mittlere Teil. Auf diese Weise entstehen zwei Längswälle mit einer Vertiefung dazwischen, welche sich nach abwärts zur medialen Hohlrinne bis zum oberen Nabelgrübchen fortsetzt. Weiters findet eine Differenzierung

der Intermediärzellen des Schaftes in Mark- und Rindensubstanzzellen statt. Der äufsere Teil der Schaftrinde ist im Bau etwas verschieden von der übrigen Rindensubstanz; die Rindenfasern sind hier so dicht gefügt, dafs eine scheinbar strukturlose homogene Zone entsteht, die Spina calami. Nach der Tiefe zu dehnt sich der Schaft immer mehr auf die Seitenwände des Federkeimes aus, auf Kosten der Äste, und schliefslich stofsen die beiden Seitenteile zusammen, bevor der mittlere Teil ausgefüllt ist. Dadurch wird die Papille in zwei Teile abgeschnürt, in einen äufseren innerhalb des Schaftes gelegenen und in einen inneren (der Körperwand anliegenden) isolierten Teil, welcher aus dem Nabelgrübchen der fertigen Feder als Fortsetzung der Federseele frei zutage tritt. Am Übergang in die Spule läuft der Schaft in zwei sich verjüngende Schenkel, Markschenkel der Spule, aus. Vom oberen Nabel abwärts ist die Papille wieder einheitlich. Bei der Entwicklung der Spule wird die Mark- und Rindensubstanz des Schaftes nicht mehr weitergebildet; dagegen vereinigt sich der innere hornige Überzug des Schaftes, welcher der Papille anliegt, mit der Spina Calami zum Spulenzylinder, dem Calamus.

Beide Teile der Pulpa, der innerhalb des Schaftes und der medial zu ihm gelegene, ziehen sich nach unten zurück und lassen hornige Kappen entstehen, wobei die gleichen Gebilde innerhalb der Spule gebildet werden, aus denen sich die sogen. Federseele zusammensetzt. Wenn schliefslich die Bildung der Feder vollendet ist und demnach die nach oben gehende Verlängerung der Papille resorbiert und die Federseele geschaffen ist, erhält sich der untere Teil der Cutispapille, auf deren Seiten die eigentliche Produktion der Feder vor sich geht, als die bleibende Papille der definitiven Feder und erzeugt zur Zeit der nächsten Mauser wieder eine zeitweilig nach oben gerichtete Fortsetzung innerhalb der neuen Feder, zum Zwecke der Ernährung der wachsenden Epidermiszellen. Die neuwachsende Feder schiebt dann die alte heraus.

Federwechsel (Mauser und Mauserung).

Der periodisch immer wiederkehrende Federwechsel, die Mauserung, wird als ein dem Hären der Säugetiere vergleichbarer, aber als ein von den Reptilien vererbter Häutungsprozefs aufgefafst. In der Art der Erneuerung der Federn, wobei zwei Epidermisgenerationen wieder ausgebildet werden, sieht Maurer einen Vorgang, der im gewissen Sinne mit der Häutung der Reptilien vergleichbar ist; denn erstens ist eine periodisch auftretende starke Hornproliferation von seiten der Epidermis vorhanden, welche besonders auf die Oberfläche von Papillen der Lederhaut, die den Schuppenpapillen der Reptilien vergleichbar sind, lokalisiert wird, und zweitens ist die einmal gebildete Federpapille, wie dort die Schuppenpapille, eine bleibende Bildung; nur der oberflächlich verhornte Teil der Epidermis wird periodisch abgeworfen. Anders als bei den Reptilien verhält sich jedoch der Vorgang des Federwechsels insofern, als bei den Reptilien postembryonal nur gleichwertige Epidermisgenerationen sich folgen, bei den Vögeln aber die embryonale Bildungsart wiederholt wird, deren oberflächliche eine dünne Hornschicht, die Federscheide, deren tiefe aber allein die Hornfeder hervorgehen läfst. Eine dem Oberhäutchen der Reptilienepidermis entsprechende Bildung fehlt gleichfalls, was Maurer aus der Auffassung der Fahne erklärt, wodurch eine die glatte Oberfläche überziehende Zellenlage durchbrochen und zerstört werden mufs. Die zwischen den Federn gelegene Epidermis ist ebensowenig als bei Säugetieren in toto jenem Prozefs unterworfen, sondern es kommt im nachembryonalen Leben und unter normalen Verhältnissen nur zu einer Abstofsung oder Abschilferung der Epidermiszellen. Der Federwechsel wird mit der erneuten Tätigkeit der ruhenden bindegewebigen Federpapille infolge stärkerer Ernährung eingeleitet; diese verlängert sich und bringt durch Hineinwachsen in die Spule die alte Feder zum Ausfall. In anderen Fällen übt die anschwellende neue Papille einen Druck auf die Umgebung der Wurzel der alten Feder aus, und durch die verursachte Verödung der Saftbahnen stirbt die alte Feder ab. Demnach kann die alte Feder eine Zeitlang neben der neuen Feder bestehen, oder sie fällt aus, bevor die wachsende Feder die Basis der alten Feder berührt. Alle zeitlich aufeinanderfolgenden Federn eines Vogels besitzen ein und dieselbe Cutispapille. Die Mauser geht nach den Gesetzen der bilateralen Symmetrie vor sich, d. h. es werden immer rechts und links zugleich die korrespondierenden Federn verloren und wieder ersetzt. Die Mehrzahl der Vögel mausert nur einmal im Jahre vollständig und zwar im Herbst. Bei anderen wechseln alle Federn im Herbst, aufserdem aber die kleineren Federn nochmals im Frühling. Weiters gibt es noch Arten, welche scheinbar keine bestimmte Zeit der Mauserung haben, da der langsame Wechsel aller Federn sich über einen grofsen Teil des Jahres ausdehnt, z. B. die Hühnerarten. Das nach vollendeter Herbstmauser gewonnene Winterkleid erleidet während des Winters keine weitere Veränderungen, im nächsten Frühjahr treten indessen solche auf; jedoch findet dann kein Federwechsel im Sinne der Herbstmauser statt, denn eine Frühlingsmauser gibt es nicht. Wohl aber ist es eine häufige Erscheinung, namentlich bei männlichen Vögeln, dafs das Winterkleid sich im Frühjahr verfärbt



und zum Hochzeitskleid wird. Nach Heinroth mausern die Hühnerarten während ihres Wachstums fast fortwährend, und das Anlegen des Alterskleides, das oft erst nach einigen Jahren erfolgt, ist immer mit Federwechsel verbunden; meistens erhalten die Vögel im Laufe des ersten Lebensjahres die Färbung der älteren; einzelne verlieren ihr Jugendkleid erst im zweiten Jahre. Gänse und Enten legen im Alter von einigen Monaten ihr Alterskeid an. Das Jugendkleid ist in der Regel einfacher gefärbt. Auch die erwachsenen Weibchen besitzen eine einfachere Färbung als die Männchen. Alte Weibchen aber, welche aufgehört haben Eier zu legen und zu brüten, bekommen nicht selten ein männliches Federkleid, ähnlich wie alte Rehe zuweilen Geweihe erhalten. Dieses Hervortreten männlicher Eigentümlichkeiten bei alten weiblichen Tieren wird als Virileszenz (virilis, männlich) bezeichnet. Alte Kapaunen und Poularden sollen nicht mehr mausern, was eine merkwürdige Analogie zu der Tatsache ist, dafs kastrierte Hirsche und Rehböcke ihr Geweih nicht mehr wechseln.

Über Regeneration der Federn nach gewaltsamer Entfernung hat Samuel sehr interessante Untersuchungen gemacht und gefunden, dafs die Art dieser Regeneration eine individuelle, d. h. ausschliefslich nur die so behandelte Feder betreffende ist. Das erste Hervorbrechen einer regenerierenden Feder, ob sie grofs oder klein ist, aus der Haut findet bei jungen und alten Tauben erst nach dem Verlaufe einer Woche statt. Reife, nicht mehr mit der Papille in organischer Verbindung stehende Federn können aufserhalb der Mauser öfters hintereinander entfernt werden, und sie regenerieren schleunigst. Unreife Federn regenerieren sehr langsam und weisen dann oft partiellen Albinismus auf.

Was die oft erörterte Frage, ob eine Umfärbung des Federkleides der Vögel ohne Mauser möglich sei, betrifft, so führt Heinroth nach zahlreichen Beobachtungen und Untersuchungen aus, dafs er niemals eine solche feststellen konnte. Dagegen kann die Umfärbung durch die Mauser und selten durch Abnutzung bedingt werden. Die bei einigen Hühnervögeln auftretende Farbenabnormität der hahnenfederigen Hennen besteht darin, dafs Weibchen wohl infolge eingetretener Sterilität teilweise oder vollkommen das Federkleid des Männchen annehmen. Auch bei pathologischen Veränderungen der Ovarien ist diese Hahnenfederigkeit beobachtet worden.

Pigment.

Während bei den Säugetieren nur schwarzes Pigment, Melanin, vorkommt, finden sich bei den Vögeln neben schwarzem auch andersfarbige Pigmente sowohl in der Haut als auch insbesondere in den Federn. Zunächst seien hier nur die Hautpigmente besprochen; die mannigfaltigen Federpigmente erfuhren im Abschnitt über die Farben der Federn eingehende Erläuterung (Fig. 189).

Das schwarze Pigment der Haut, bei den Säugetieren gröfstenteils, wenn auch nicht ausschliefslich, auf die Oberhaut verteilt, ist in der Lederhaut des Vogels sehr verbreitet. Meistens ist es an stark verästelte Zellen der Adventitia kleiner Arterien gebunden, und diese erscheinen dadurch wie von einem schwarzen Gespinst umhüllt. Aber selbst der Verlauf der Kapillaren ist häufig durch eine solche Pigmenthülle gezeichnet (Fig. 190). In sehr dunkler Haut bilden diese Pigmentzellen auch in der obersten Schicht der Lederhaut ein vollkommenes, wirr geflochtenes Netzwerk. Nach Gegenbauer sind die Melanophoren der Vogelhaut, welche weniger verästelt sind als die der niederen Wirbeltiere, imstande, in die Oberhaut vorzudringen und diese dadurch zu pigmentieren, so dafs sie sich hier mit ihren verzweigten Fortsätzen zwischen den Zellen des Stratum basale und spinosum ausbreiten. Zunächst senden sie Fortsätze zwischen die Zellen der Basalschicht, dann drängen sich mehr und mehr auch Teile des Körpers ein, bis derselbe ganz in die Epidermis gelangt ist. Im Gegensatze zu ihrem Aufenthalte in der Lederhaut kommt in der Epidermis eine reiche Entfaltung feiner und feinster Fortsätze zustande, und der Zellkörper erscheint von niederem Volum, da er sein Material an die Fortsätze abgab, beides wohl in Anpassung an die engere, interzelluläre Räumlichkeit. Die Entstehung des Pigmentes hat Kölliker an den ersten papillenartigen Federanlagen von Hühnerembryonen beobachtet und gefunden, dafs die Epidermisbelege, welche wenigstens im Anfang kein Pigment in den Epithelzellen haben, reichverzweigte, sternförmige Pigmentzellen aufweisen. Später, wenn die ersten Federn sich anlegen, geht das Pigment in die Epidermis-

schüppchen derselben über, während die Pigmentzellen zugrunde gehen. Die Bildung des Pigments ist nach Kölliker vorwiegend an Elemente des mittleren Keimblattes gebunden und nicht an die Elemente der Oberhaut, was eher auf den näheren Beziehungen der Bindesubstanzzellen zu den Blutgefäfsen und ihren Transsudaten zu beruhen scheint als auf einer spezifischen Tätigkeit der Bindesubstanzzellen. Die Begründung dieser Hypothese liegt in der Annahme, dafs die Bindesubstanzzellen der Cutis alle untereinander anastomosieren und somit auch mit denen der Adventitia der Gefäfse in Verbindung stehen. Kölliker nimmt demnach hämatogene Pigmentbildung mit sekundärer Zellübertragung und Zellvermittlung an. Kerbert hat das Vorkommen von Chromatophoren in der Epidermis als eine vorübergehende Erscheinung bei der Entwicklung des Hühnchens konstatiert. Wie Schwalbe, so hält auch Rosenstadt es für eine ausgemachte Tatsache, dafs bei niederen Wirbeltieren und auch bei den Vögeln (Hühnchen) die Pigmentierung zum Teil durch die Melanoblasten der Cutis erfolgt, die das Pigment an die Epidermiszellen

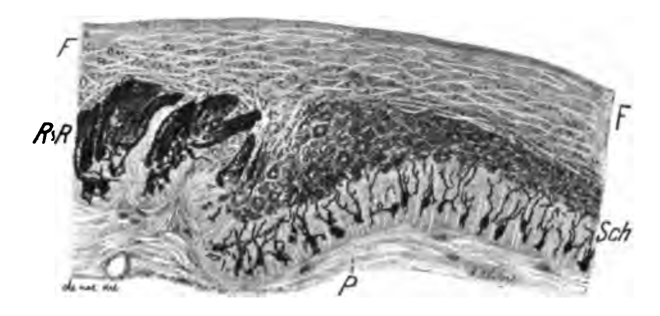


Fig. 189. Scheidenfeder (Ersatzfeder in der Entwicklung) vom Huhn im Querschnitt. *F* Federscheide. *R-R* Rami-Radii. *P* Papille. *Sch* Schaft.
Proximal verzweigte Melanophoren im Epithel. Distal körniges Pigment in den Zellen um die Kerne gelagert.

abgeben. Im embryonalen Zustande jedoch vermögen manche nur auf das embryonale Leben beschränkte Gebilde Pigment selbständig (autochthon) zu erzeugen; es sind das die Zellen des Epitrichiums und des Eizahnes. In dieser Beziehung findet sich Rosenstadt in voller Übereinstimmung mit Kerbert, welcher konstatierte, dafs die Pigmentzellen nur auf die unteren Reihen der embryonalen Epidermis beschränkt bleiben und niemals mit ihren Ausläufern das Epitrichium oder die Eizahnanlage erreichen, so dafs die melanotischen Pigmentgranula dieser Gebilde von einer metabolischen Tätigkeit der Zellen herrühren (also an Ort und Stelle produziert wurden — autochthone Pigmentbildung). Es vermögen die Epidermiszellen ebenso wie die Bindegewebszellen selbständig Pigment zu bilden. Beim Hühnchen von 13.—14. Tage der Entwicklung beobachtete Rosenstadt das erste Auftreten der Pigmentzellen, wozu es aber keiner bestimmten Zellformen bedarf, welche sich zu Pigmentzellen umwandeln würden, sondern jede Bindegewebszelle kann sich zu einer Pigmentzelle umbilden (Melanoblasten). In den spindelförmigen Bindegewebszellen dieses Stadiums, deren Protoplasma farblos ist, treten winzige Pigmentkörnchen um den Kern herum auf. Diese werden zahlreicher und gröfser, bis sie schliefslich die ganze Zelle ausfüllen, und nun beginnen die Zellen nach verschiedenen Richtungen hin Ausläufer zu entsenden.

Der rote Augenring, die sog. Rose des Auerhahns, in welchem von Wurm ein organischer tierischer Farbstoff, das Tetronerythrin, entdeckt wurde, ein roter, leicht veränderlicher Farbstoff, der mit Alkohol, Chloroform und Äther

extrahiert werden kann, kommt als nackte, lebhaft rotgefärbte Hautstelle auch bei vielen Hühnern vor. Die blaue Färbung an den nackten Stellen des Kopfes und des Halses beruht nach Krukenberg nicht auf blauem Pigment. Gleichzeitig mit Zerstörung der farblosen, oberflächlichen Schichten der Epidermis erlischt der blaue Farbenton und macht der Farbe des unterliegenden gelben oder schwarzen Pigmentes Platz. Das Blau ist also hier eine sog. optische Farbe, eine Erscheinung, welche überall da zustande kommt, wo das Licht ein trübes Medium durchdringt und von einer schwarzen Unterlage alsdann reflektiert wird. Die lebhaft rote Farbe, welche an manchen Hautstellen bei Vögeln erscheint, z. B. um die Augen, an Schnäbeln sowie in der Wachshaut, wird durch Fett bewirkt, welches hier die Zellen des Stratum basale und spinosum führen. Alle anderen Färbungen, wie jene der Hautlappen der Hühner, des Kammes usw., werden von der Blutgefäfsverteilung hervorgebracht, und wo an solchen Hautgebilden ein Wechsel der Färbung besteht (Meleagris), spielen auch die Lymphbahnen eine Rolle. Die Nuancierung des Rot beruht nach Fatio auf dem natürlichen Fettgehalt. Gelbes Pigment (Koriosulfurin nach Krukenberg), welches wahrscheinlich mit dem gelben Dotterfarbstoff aus den Hühnereiern (Ottochrin) identisch ist, kommt in der Fufsbekleidung der Vögel vor und wird als ein gelbgefärbtes fettes Öl aufgefafst, wofür auch das Auftreten in diffuser Art spricht.

Bürzeldrüse (Glandula uropygii).

Die Haut des Vogels ist im allgemeinen drüsenlos; der Schweifsdrüsen entbehrt sie vollkommen. Das Fehlen von Drüsen jeder Art in der Haut des Vogels bringt Maurer im Zusammenhang mit der in diesem Punkte vollständigen Übereinstimmung der Vögel mit den Reptilien. Über den letzten Kreuzbeinwirbeln zwischen den Spulen der Steuerfedern kommt ein ausgebildetes Drüsenorgan vom Typus einer zusammengesetzten Talgdrüse vor, die Bürzeldrüse, Glandula uropygii. Einigen kleinen Talgdrüsenformen begegnet man aufserdem in den sog. Ohrschmalzdrüsen des äufseren Gehörganges. Die Bürzeldrüse wird als eine Bildung eigener Art aufgefafst, welche nur bei den Vögeln auftritt und ihre Entstehung wahrscheinlich Falten des Integumentes verdankt, welche mit der allmählichen Verkürzung der Schwanzregion zur Ausbildung gelangt ist (Kofsmann). Auf Epidermoidalorgane anderer Tiere ist sie nicht zurückzuführen; keinesfalls steht sie mit den Hautdrüsen der Amphibien in genetischer Beziehung, denn diese besitzen glatte Muskelzellen in der Drüsenwandung. Bei manchen Vögeln fehlt die Bürzeldrüse, und ist dieser Mangel auf Degeneration infolge Nichtgebrauchs des Sekretes zurückzuführen. Die Entwicklung der Drüse bezw. jeder Drüsenhälfte wird durch eine Einsenkung der Haut eingeleitet, bildet somit eine Tasche. Von der Wand dieser Einstülpung sprossen dann Drüsenschläuche hervor, welche den eigentlichen, sekretorischen Apparat bilden, während die erste Einstülpung in den Ausführungsgang übergeht.

Die Bürzeldrüse (bezw. jede Hälfte) hat die Form eines rundlichen oder ovalen Körpers, bei Hühnern von Erbsen-, bei Gänsen von Haselnufsgröfse, welche gegen die dorsal gelegene Drüsenmündung spitz ausläuft. Der Ausführungsgang liegt innerhalb eines zitzenförmigen Kegels, der oft stark, 1 cm und höher über das Hautniveau zwischen den Federn frei hervorragt. Ein medianes Septum teilt den Drüsenkörper in zwei Hälften mit je einem oder zwei (Ente) Ausführungsgängen. Die Zweiteilung der Drüse, welche aufsen oft nur angedeutet ist, ist innen genau durchgeführt. Die beiden Drüsenhälften sind symmetrisch, jede Hälfte ist ein Konglomerat von zahlreichen schlauchartigen Drüsen. Eine bindegewebige Hülle umgibt die ganze Bürzeldrüse und hebt sie von dem benachbarten Gewebe ab. Diese Tunika steht mit

der Scheidewand in Verbindung, setzt sich in den Ausführungskegel fort und führt so eine Trennung des Sekretabflusses beider Drüsenhälften streng durch. Auch entwicklungsgeschichtlich wie funktionell sind die Gebiete der beiden Drüsenhälften gesondert aufzufassen. Die Tubuli, welche der umhüllenden Membran blind aufsitzen, sind unverzweigt, verjüngen sich wenig und sammeln sich dorsokaudal zunächst zu einer mehr oder weniger deutlichen Sekrethöhle, die dann ihrerseits das Sekret durch den eigentlichen Ausführungsgang oder Abflufskanal an die Körperoberfläche gelangen läfst. Dieser Abflufskanal liegt innerhalb der Bürzelzitze, wie man das verjüngte Ende der Drüse wohl bezeichnen kann. Die Länge der Schläuche variiert innerhalb derselben Drüsen, da das Sammelbecken nicht zentral, sondern mehr dorsal liegt. Die Wandung der Tubuli besteht aus Epithelzellen, welche von aufsen nach innen die Stadien einer fortschreitenden fettigen (Talg) Umwandlung (Infiltration) *) zeigen, demnach die basalen Zellen einen mehr kubischen protoplasmatischen Zelleib mit rundlichem Kern aufweisen, die gegen das Lumen hin gelagerten Zellen gröfser und polymorph erscheinen, wobei der Zelleib mit hellglänzenden oder opaken Tröpfchen angefüllt ist. Im Lumen des Schlauches liegt eine krümelige, schollige, zusammengeballte Detritusmasse, das Sebum, welches vielfach Fragmente der umgewandelten Zelleiber und Kerne enthält. Die Schlauchwandung enthält keine Muskelzellen, und die um jeden Tubulus gebildete Tunika von seiten der zwischen den Schläuchen gelegenen bindegewebigen Scheiden (Septa) entbehrt ebenfalls der muskulösen Elemente. Diese Septa schieben sich als Ausläufer des Bürzelmantels, welcher aus mehreren in verschiedenen Lagen und Richtungen verlaufenden, reichlich blutgefäfsführenden Bindegewebszügen besteht, zwischen die Tubuli gegen einen Bindegewebskörper (Mediastinum) hin, in welchem das Sammelbecken liegt. Es erinnert dieser Bau wesentlich an die Struktur des Hodens. Die Bürzeldrüse ist eine echte, jedoch zusammengesetzt tubulöse Talgdrüse, welche sowohl ihrem Zellmaterial als auch ihrem Sekret nach sich nicht besonders von den Talgdrüsen der Säugetiere unterscheidet.

Während wohl der Hauptzweck der Talgdrüsen der Säugetiere der ist, jedes einzelne Haar durch Einölung weich und elastisch zu erhalten, hat im Gegensatze hierzu der Vogel weniger das Bedürfnis, die einzelnen Federn geschmeidig zu machen, als vielmehr das Federkleid im ganzen vor Durchnässung zu schützen; nur so lange dieses trocken ist, trägt es dazu bei, dem Vogel die für das Schwimmen und noch mehr für das Fliegen notwendige Beschaffenheit zu verleihen. Ein Einölen der ganzen Feder vom Balg bis zur Spitze, wie es bei den Haaren notwendig ist, kann hier bei der Starrheit der Feder und deren idioelektrischen Ladungen wohl wegfallen, wie es ja schon beim Igel illusorisch ist. So fehlen denn dem Vogel die über den ganzen Körper verbreiteten Hauttalgdrüsen ohne jede Ausnahme.

Die chemische Untersuchung des Sekretes der Drüse hat de Jonge ausgeführt und ergab folgende Zusammensetzung:

31,185 g Sekret:	Feste Bestandteile	391,93	Teile	
	Wasser	608,07	„	
	Eiweifsstoffe und Nuklein	179,66	„	
	In absolut. Äther lösliche Bestandteile	186,77	„	
	Alkoholextrakt	10,90	„	
	Wasserextrakt	7,53	„	
	Asche	7,07	lösl. 3,71 T.	unlösl. 3,36 „

*) Nach den neuesten Untersuchungen von Stern bildet die Bürzeldrüse ein charakteristisches Sekret aus Fett, welches ihr von aufsen her zugeführt wird. Der Zerfall der Zellen erfolgt erst, nachdem sich das Sekret in ihnen angehäuft hat. Es handelt sich demnach bei der Sekretbildung in der Bürzeldrüse um einen echten Sekretionsvorgang und nicht um eine Zelldegeneration. Die Zellen in der Peripherie werden stets neu gebildet, und im Zentrum gehen sie zugrunde.

In Ätherextrakt waren:

Zetylalkohol	74,23 Teile
Ölsäure	56,48 „
Niedere Fettsäuren	3,73 „
Lezithin	2,33 „
Das Ätherextrakt der Wildente ergab in 10,209 Sekret sogar Zetylalkohol	104,02 „

Besonders merkwürdig an dieser Analyse ist der bedeutende Gehalt des Sekretes an Alkohol, was an das Wollfett des Schafes erinnert, in dem gleichfalls Alkohol von auffallend hohem Molekulargewicht auftritt.

Schnabel.

Der Schnabel, zusammengesetzt aus Ober- und Unterschnabel, bietet entsprechend der Nahrungsaufnahme der Vögel ungemein mannigfache Formen, und zwischen ganz hornigen, teilweise verhornten und fast ganz weichen Schnabelüberzügen finden sich alle möglichen Übergänge. Die Grundlage des Oberschnabels bildet das Zwischenkieferbein, die des Unterschnabels der Unterkiefer; beide sind von einer harten Hornscheide (Tauben und Hühner) oder von einem weichen hornigen Überzug, Wachshaut, ceroma (Ente und Gans), überzogen.

Der proximale Teil heifst Schnabelwurzel, der distale Schnabelspitze. Aufserdem unterscheidet man an dem Oberschnabel:

1. den Schnabelrücken oder First (Culmen), welcher zuweilen jederseits durch eine Furche von dem Seitenteile (Paratonum = παράτινος, an der Seite liegend) abgesetzt ist;
2. die Kuppe (Dextrum) oder das gekrümmte Vorderende;
3. den schneidenden Rand (Tomium = τέμνω, ich schneide), welcher oft einen zahnartigen Vorsprung trägt oder seiner ganzen Länge nach sägeartig eingeschnitten ist.

An dem Unterschnabel unterscheidet man:

1. die Dille (Myxa = μυξα, Schnauze), das ist die Unterkieferspitze, welche durch Vereinigung der beiden Unterkieferhälften zustande kommt;
2. den Kinnwinkel, d. i. der Winkel, unter welchem die Unterkieferhälften zusammenstofsen;
3. die Dillenkante, Gonys = γόνυς, d. i. die Kante von Kinnwinkel bis zur Dille.

Die Wurzel des Oberschnabels ist bei vielen Vögeln von einer meist lebhaft gefärbten gelblichen, auch bläulichen, weichen Haut umgeben, welche Wachshaut (Cera oder Ceroma, von κήρωμα, Wachssalbe) genannt wird. In der Regel liegen in ihr die äufseren Nasenlöcher. Am deutlichsten ist sie bei Tagraubvögeln entwickelt; bei Sumpf-, Wasservögeln (Ente, Gans, Schwan) bekleidet sie fast den ganzen Schnabel mit Ausnahme der vordersten Spitze, welche zu einer eigentümlichen Kuppe verdickt ist, und dient durch ihren Nervenreichtum als Tastorgan. Bei den Hühnern liegt sie nur an der Wurzel unter Federn versteckt. Den Schnabelanschwellungen mancher Enten liegen knöcherne Elemente, Blasen oder Spongiosa, zugrunde. Erhöhungen auf dem Schnabel als ausschliefsliche Fortsätze des Epithels ohne knöcherne Stützen sind bei Vögeln selten. Bei einigen Vögeln erstreckt sich der Epidermisüberzug der Schnäbel als langer Fortsatz auf die Stirn.

Der Schnabel ist aufgebaut aus Knochensubstanz, einer bindegewebigen Lederhaut und einer verhornenden Epidermis. Das bindegewebige Corium ist auf eine verschieden starke Lage zwischen dem Periost und den basalen Oberhautzellen beschränkt. In ihr verlaufen zahlreiche Gefäfse und die zum Teil in die Hornhaut eindringenden sensiblen Schnabelnerven. Das Oberflächenrelief der Lederhaut ist ein sehr verschieden gestaltetes. Bei denjenigen Vögeln, welche eine Schmuckausstattung an der Schnabelwurzel besitzen, bildet das Corium zahlreiche leisten- oder papillenförmige, unregelmäfsige Erhebungen, welche teilweise auch die Epidermisoberfläche höckerig gestalten. Gegen den Schnabelfirst hin flachen sich diese Erhebungen immer mehr ab, einen schwach ausgebildeten Papillarkörper markierend; an der Schnabelkuppe, den Rändern und der Dille hingegen trägt die Lederhaut makroskopisch wahrnehmbare Papillen (Zotten), welche besonders deutlich an den Rändern vorspringen. Auch Gardiner beschreibt nach der Spitze zu Cutiserhebungen in Form von quer über die Längsachse des Schnabels unregelmäfsig laufenden Leistchen mit Ausläufern. An der Kuppe des Schnabels ist die Lederhaut durch einen schmalen Einschnitt, welcher quer über den Oberschnabel verläuft, eingebuchtet. Diese

Furche ist an der Hornscheide des ausgewachsenen Huhnes makroskopisch nicht sichtbar. Beim Hühnchen dagegen ist diese Rinne auch in der Epidermis ausgeprägt. Mit der Umgestaltung der Umrisse des Schnabels und der neuen Wachstumsrichtung der gesamten Hornschicht nach vorne wird die Rinne immer mehr verengt und ihre Öffnung, die anfangs nach oben gerichtet war, stark geneigt, bis sie vollkommen verschwindet. Diese Rinne steht im Zusammenhang mit der Formgebung und dem Dickenwachstum der Schnabelkuppe.

Die Epidermis tritt in Form der Hornscheide des Schnabels auf; im allgemeinen hat sie den gleichen Aufbau wie an den Krallen, auch hier fehlt eine Keratohyalinzone, ein Stratum granulosum. Der Übergang der Haut in die Schnabelepidermis ist ein allmählicher. Die Hornscheidenwurzel wird von einem Vorsprung der Haut, einer Falte oder der Schnabelwurzelausstattung überragt, ohne dafs dadurch ein Falz zustande käme. Diese Übergangsstelle verhält sich demnach ganz ähnlich wie an der Kralle. Im Bereiche der Coriumzotten treffen wir im verhornten Stratum superficiale, wie im kernhaltigen Profundum, Epithelsäulchen, mit konzentrischer, zwiebelschalenartiger Zellgruppierung, welche einer suprapapillären Epithelproduktion ihre Entstehung verdanken. Diese suprapapillären Epidermissäulchen sind solide, also keine Röhrchen und erscheinen in die übrigen Epidermiszellen eingeschoben, ohne dafs das umgebende interpapilläre Epithel eine Hülle (Röhre) bildet*). Von der die Schnabelwurzel wallförmig einsäumenden Hautfalte wird die Oberfläche der Hornschicht der Schnabelscheide nach abwärts geschoben; dazu gesellt sich die Hornschicht des Schnabelfirstes, so dafs tatsächlich die Schnabelspitze die dickste Hornscheide aufweist. Durch den Einschnitt in der Lederhaut an der Schnabelspitze werden zwei übereinandergelegene Produktionsgebiete geschaffen und dadurch eine relativ starke Dickenzunahme der Hornsubstanz auf einer kurzen Strecke der Schnabeloberfläche erreicht. Die Randpapillen liefern die vorspringenden schneidenden Ränder; denn durch die Papillenbildung wird eine gröfsere Oberfläche des hornproduzierenden Stratum cylindricum geschaffen und gleichzeitig das stärkere Vorspringen der Hornränder im Bereiche der Schnabelspitze bedingt. Der Entstehung der definitiven Schnabelscheide geht embryonal eine Epidermisgeneration im Sinne eines Epitrichiums anderer Tiere voraus. Diese Epitrichiumzellen, welche am Schnabel in mehreren Lagen vorhanden sind, sind insofern besonders merkwürdig, als sie die einzigen Epidermiszellen des Vogels sind, welche Keratohyalinbildung aufweisen. Und zwar tritt das Keratohyalin auf, sobald die Zellen der definitiven Hornbildungszone entstehen, welche im Gegensatz zum Epitrichium keine Spuren von Keratohyalin aufweisen. Im gleichen Schritt mit dem Wachstum der Hornbildungszone nimmt das über ihr liegende Epitrichium an Dicke ab. Der Rest des Epitrichiums geht bei dem Auskriechen verloren.

Der Eizahn, welcher sich beim jungen Vogel an der Schnabelkuppe als kegelförmiges Höckerchen findet, geht kurz nach dem Auskriechen verloren, und

*) Wegen der Ähnlichkeit der Querschnittsbilder mit Röhrchenquerschnitten des Hufhorns hat Gardiner sie als Röhrchen bezeichnet und die Wucherung des Schnabels mit derjenigen des Hufes verglichen, da nach seiner Meinung die Papillen auf den Rändern des Kiefers genau wie die Papillen an der Hufkrone funktionieren. Umgekehrt wie beim Hufe, dessen Dickendurchmesser am freien Ende gröfser ist, und dessen Röhrchenmündungen hier weiter voneinander liegen als die Papillen, von denen sie gebildet werden, liegen die Ausmündungen der Röhrchen des Schnabels, welche manchmal sogar geschlossen sein können, an der sich verjüngenden Schnabelspitze näher aneinander. Durch die Bildung neuer Hornzellen schieben die Papillen des Schnabels die Kuppe nach vorne, während sie gleichzeitig das hinter der Papillenregion gelegene Horn gleichsam nachziehen. Für eine solche Fortbewegung seitens der Papillen würden die vielen kleinen Streifen sprechen, die immer in der Längsrichtung des Schnabels laufen und nicht selten V-förmige Figuren bilden, die immer mit dem Winkel nach der Spitze zu liegen.

zwar bei Nestflüchtern früher als bei Nesthockern. Der Zweck des Eizahnes ist, dem jungen Vogel das Durchbrechen der Eischale zu ermöglichen. Er tritt schon am 6.—7. Brütungstage als eine kleine opake Erhebung der dem vorderen Oberkieferteil aufliegenden Epidermiszellen auf. Gegen das darüberliegende Epitrichium setzen sich die grofskernigen, runden Zellen des Eizahnes scharf ab, mit der Entfernung von der Basalzone platten sich diese Zellen nicht ab, sondern wachsen meist senkrecht zur Oberfläche oval oder birnförmig aus. Zu gleicher Zeit verdicken sich die Zellwände des Eizahnkegels, erhalten ein hyalines Aussehen, wobei Kalkeinlagerungen in Form stark lichtbrechender Körnchen stattfinden. Unter dem Eizahn wird die definitive Hornscheide gebildet, und damit rückt der Eizahn weiter nach aufsen, so dafs selbst das Epitrichium von der Eizahnspitze, welche nunmehr ihre endgültige Gestalt erreicht hat, durchbrochen wird.

Die Farbe der Schnäbel wird durch ein diffuses, in den verhornten Zellen enthaltenes Pigment bewirkt, das auch hier eine gewisse Neigung hat, sich im Stratum basale der Oberhaut abzuscheiden. Häufig (Schnabel der Gans) sind die obersten Lagen farblos, und nur in den tieferen Schichten ist das gelbkörnige, mit Fett verbundene Pigment vorhanden. Alters- und Geschlechtsunterschiede finden sich häufig, und dann ist fast ausnahmslos das erwachsene Männchen mit intensiver gefärbtem Schnabel versehen. Die Farbe des Schnabels kann auch einem Wechsel unterworfen sein, welcher teilweise synchron mit dem Farbenwechsel des Gefieders auftritt. Oft sind die Schnäbel lebhaft gefärbt und ist eine Korrelation der Farbe des Schnabels mit derjenigen der hinteren Gliedmafse unverkennbar.

Schuppen, Schilder und Schienen.

Vielfach werden diese Formen der Hautbedeckung am Lauf und an den Zehen der Vögel homolog den Schuppen der Reptilien erklärt und der Bau derselben in Einklang mit dem Typus der Reptilienschuppe gebracht, wonach zwei Teile an der Schuppe unterschieden werden, nämlich die eigentliche Schuppe oder der Schuppenkörper, bestehend aus verdichteter Lederhaut, und der Hornüberzug, bestehend aus mehr oder weniger verdickter Epidermis. Auch Kerbert spricht sich a priori für die Homologisierung der Vogelschuppe mit der Reptilienschuppe aus, ohne aber dem Umstand, dafs Federn oft auf diesen Schuppen sitzen, Aufmerksamkeit zu schenken. Wenn aber die Laufschuppen aus Papillen hervorgehen, welche homolog mit denjenigen Papillen sind, welche an anderen Teilen des Körpers Federn hervorgehen lassen, so müfsten an den federtragenden Schuppen zwei solcher Papillen aufeinanderliegen. Davies*) hat daher die Homologisierung der beiden fraglichen Gebilde nicht so ohne weiteres hingenommen und hat auf Grund seiner Beobachtungen folgende Auffassung festgelegt: Der Besitz von kleinen Federn auf dem Lauf und auf der oberen Fläche und den Seiten der Zehen ist der primitive Zustand; diese Federn wurden zuerst rudimentär und begannen längs der Seiten der Zehen und der hinteren Fläche und schliefslich längs der Seiten des Laufes zu verschwinden, während sie besser entwickelt und längere Zeit auf der oberen Fläche der Zehen und der Vorderfläche des Laufes sich erhielten. Da die Federn von Schuppen abgeleitet werden, so müssen alle Schuppen auf dem Lauf und auf den oberen Seiten der Zehen der Reptilienvögel in kleine Federchen verwandelt worden sein, wobei nur die Höckerchen auf der unteren Fläche der Zehen ihre ursprüngliche Gestalt behielten, und die sich jetzt auf dem Lauf und den Zehen findenden Schuppen und Schilder sind dann sekundäre Gebilde, welche in einigen Fällen als Verdickungen der Haut rund um die Ansatzstellen von Federn entstanden, in anderen Fällen wahrscheinlich als Verdickungen der Haut unabhängig von Federn entstanden sind. Manchmal verschmelzen die halbringähnlichen Schuppen oder Schilder, um lange Schienen zu bilden. Die Beantwortung der für die Phylogenie bedeutsamen Frage, ob die Schuppen der Vögel ohne weiteres homolog sind den Schuppenbildungen bei Reptilien, deutet Maurer mit der Erwägung an, dafs dieselben ebensogut völlige Neuerwerbungen der Vögel sein können, oder dafs sie aber auch durch Konkreszenz entstanden sein können, so dafs eine Vogellaufschuppe einer gröfseren Zahl, einem Komplex von Reptilienschuppen homolog wäre. Von solchen wäre dann eine als Feder weiter differenziert worden.

In Anpassung an die Lebensweise haben jetzt die Füfse der Vögel eine mannigfach gestaltete Fufsbekleidung. Je nach der Ausdehnung der Befiederung spricht man von ganz behost (bis zu den Zehen), halb behost, wenn nur der obere Teil des Laufes befiedert ist. In den meisten Fällen mag die Bedeckung der Füfse mit Federn auf

*) Im Sinne Davies' sind auch die späteren Untersuchungen durch Keibel (1895).



einem Rückschlag beruhen, wie er auch bei domestizierten Formen (Latschtauben, Hühner) auftritt. Die stärkere Befiederung kann verschiedene Ursachen haben: einmal den Schutz gegen die Kälte, namentlich auch gegen die Kühle der Nacht (Waldhühner), dann das Verhindern des Einsinkens beim Laufen über lockere Substanzen (Sand, bei Fausthühnern) oder Schnee (zugleich mit Wärmeschutz bei den Moor- und Schneehühnern); dann kann sie auch bei solchen gut fliegenden Vögeln unbeschadet auftreten, welche sich fast nie auf den Boden setzen (Fregatta, die behosten Kolibri-Formen). Je mehr Vögel an ein Leben auf dem Boden oder im oft feuchten hohen Gras, Gestrüpp oder gar im Sumpf und Wasser angepafst sind, desto höher rückt der Beginn des Beingefieders hinauf, desto länger wird zugleich auch das Bein. Nur Schwimmvögel machen eine Ausnahme: ihre Füfse sind kräftiger, kurze Ruder und bis zur Ferse von oben her befiedert, aber diese Federn werden wie alle anderen frei zutage liegenden stark geölt (Marshall).

Da die Vielgestaltung der Fufsformen auf Modifikationen des Integumentes beruht, haben verschiedene Forscher (Reichenow) Systeme nach morphologischen und funktionellen Merkmalen der Fufsbekleidung aufgestellt. Da der Fufs ein sehr adaptives Gebilde ist und mit der Lebensweise des Vogels in unmittelbarem Zusammenhange steht, finden sich häufig fast dieselben Fufsformen bei den verschiedensten Vögeln, z. B. der Schwimmfufs bei Enten und Möwen, ohne dafs die betreffenden Vögel in näherer Verwandtschaft zueinander stehen.

Aus Reichenows Aufstellung der sechs Hauptformen der Fufsbekleidung hauptsächlich nach funktionellen Merkmalen kommen für unsere Hausvögel folgende in Betracht:

Der Schwimmfufs: kleine, sechsseitige Schilder bedecken den Tarsometatarsus und sind entweder vollständig gleichmäfsig oder werden nach hinten zu kleiner. Die Laufbekleidung besteht meistens nur aus kleinen, vier- bis sechsseitigen Schildern, die vorne gewöhnlich etwas gröfser werden; bei Enten und bei Mergus bilden sie vorn eine Reihe von Quertafeln, welche von oben nach unten allmählich breiter werden.

Der Scharrfufs (Hühner): vorn und hinten zwei Reihen Quertafeln, die häufig nur schmal sind, oft nur grofse Schilder darstellen. Seitlich zeigen sich eine oder mehrere Reihen kleiner rhombischer Schilder. Die beiden vorderen Reihen von Quertafeln verschmelzen zuweilen, oder die hinteren lösen sich in kleinere Schilder auf; dann der Spaltfufs (Tauben), dessen Zehen alle gespalten sind, hat dünne, gekrümmte, spitze Krallen. Die Laufbekleidung wird von unregelmäfsigen Schildern gebildet, die vorn häufig in Form von zwei Quertafeln verwachsen. Je nach der Form der Epidermiserhebungen spricht man: der Lauf ist gekörnt, wenn sie das Aussehen der sogen. Gänsehaut zeigen (Lamellirostra); genetzt, wenn kleine, regelmäfsig polygonale oder unregelmäfsig halbförmige bis rundliche Täfelchen vorhanden sind; getäfelt: wenn die Vorderseite des Laufes von besonders differenzierten Horngebilden bedeckt ist, in Gestalt einer Reihe hintereinandergelegener, mit ihrem distalen Rande übereinandergreifender Tafeln. Die Reihe dieser Tafeln ist an den Seiten von einer Rinne begrenzt und greift je nach den Vogelformen in verschiedenem Umfang um den Lauf herum. Bisweilen verschmelzen einige dieser Täfelchen, oder es vereinigt sich die ganze Reihe zu einer einzigen sekundären Platte (gestiefelter Lauf). Die Zwischenräume zwischen den Tafeln, namentlich die Hinterseite des Laufes, sind gekörnt oder genetzt. Die Zehen sind mit ähnlichen Tafeln auf der Oberseite bedeckt, oft auch da, wo der Lauf einfach gekörnt oder genetzt erscheint. Der Umfang, in dem die Verschmelzung vor sich geht, ist bedeutenden, häufig individuellen Schwankungen unterworfen; ja es kann vorkommen, dafs das rechte und linke Bein ein und desselben Vogels sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Der phylogenetische Entwicklungsgang der Bekleidung würde nach Marshall der sein: Reptilienschuppe — Fufsfederchen der Reptilienvögel — Körnelung — Netzung — Täfelung Stiefel; wo bei lebenden Vogelformen an den Füfsen Federn auftreten, beruht das auf einem Rückschlag. Die Unterseite des vorderen Fufsabschnittes der Zehen und der Ballen ist mit einer rauhen, höckerigen Haut bedeckt, welche mit dem zunehmenden Alter härter und spröder wird. Diese Rauhigkeiten gehen an den Seiten der Zehen nach und nach in deren obere Bedeckungsgebilde über. Die Färbung der Füfse ist grau in verschiedenen Abstufungen, gelb und rot. Häufig steht diese Färbung mit der des Schnabels in Korrelation. In der Regel sind die Beine einfarbig. Die Farbe wird hervorgerufen durch ein dunkelkörniges Pigment oder durch ein rotgelbes Fett (Koriosulfurin). Das Fettpigment kann entweder in der Epidermis oder in den Fettzellen des Panniculus adiposus auftreten. Das schwarze Pigment ist im Corium an die Pigmentgespinste gebunden, im Epithel entweder in Form der reichverzweigten Melanophoren oder als körnige Einlagerungen in den Epithelzellen selbst.

Die Verschiedenheit der häutigen Bekleidung der hinteren Extremität von dem Integumentum commune beruht hauptsächlich in der differenzierten, stärker entwickelten Epidermis. Die Schilder, Schuppen und die Körnerbildungen sind

Erhebungen des Coriums, im besonderen des Stratum superficiale und der Epidermis, stellen demnach nur eine Architektur der Oberfläche dar.

Das Corium hat im Stratum superficiale ein lockeres Gefüge von Bindegewebsfasern ohne sekundäre Erhebungen. Unmittelbar unter der Basalmembran dehnt sich hier ein reichverzweigtes Kapillarnetz in horizontaler Lage aus, dessen Wandungen an pigmentierten Schuppen von einem Pigmentgespinst oft vollständig verdeckt wird. Im Stratum profundum verflechten sich derbere Faserzüge zu einem strafferen Bindegewebslager, welches von senkrecht aufsteigenden, gefäſsführenden Faserzügen durchsetzt wird. Die Subcutis besteht aus unregelmäſsig verlaufenden und weitmaschig sich durchkreuzenden Fasern. Besonders merkwürdig sind die ausgedehnten Pigmentnetze in der Adventitia der Gefäſse und an den Wandungen der Kapillaren. Im allgemeinen ist die Dorsalfläche der Füſse stets am stärksten gefärbt, und das Pigment nimmt nach den Seiten hin ab, um an der Volarfläche mehr oder weniger zu verschwinden, je nach dem Pigmentierungsgrade des Tieres überhaupt.

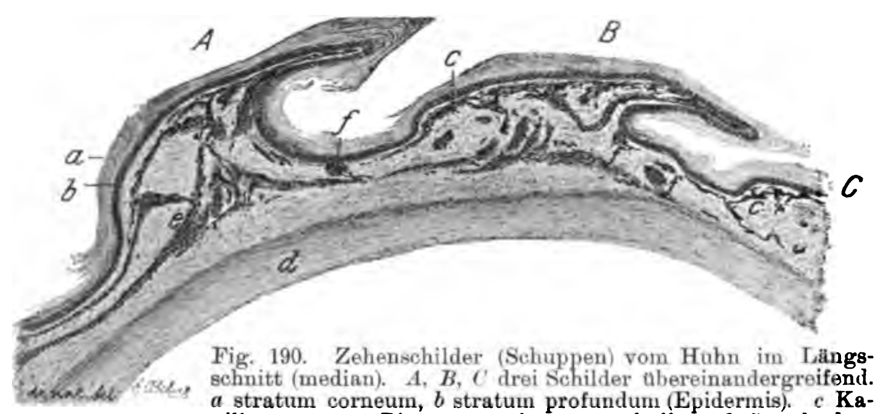


Fig. 190. Zehenschilder (Schuppen) vom Huhn im Längsschnitt (median). *A*, *B*, *C* drei Schilder übereinandergreifend. *a* stratum corneum, *b* stratum profundum (Epidermis). *c* Kapillarnetz von Pigmentgespinsten umhüllt. *d* Strecksehne auf der dorsalen Phalangenfläche. *e* gröſsere Gefäſse mit Pigmenthüllen. *f* Lymphfollikel (s. Fig. 191).

Die Epidermis ist schichtenreicher sowohl im Stratum profundum als auch im Stratum corneum. Ein Stratum granulosum ist auch hier nicht vorhanden. Die Hornschicht weist zwei Zonen auf, eine tiefere, gleichmäſsig lichtbrechende, also fester gefügte und eine obere, faserig erscheinende, in welcher die Abschilferung vor sich geht; darauf deutet die fransige Oberfläche hin. Dadurch, daſs die Schuppen und Schilder oft übereinandergreifen, entsteht eine dorsale und plantare Fläche. An der dorsalen Wand der Schuppe ist die Haut straff gespannt, an der plantaren dagegen in seichte Falten gelegt; daher erscheint hier die Epidermis wellig, und die Coriumfältchen könnten sekundäre Papillen vortäuschen. Auch ist die Hornmasse an der plantaren Schuppenseite durchaus faserig, und fehlt hier die gleichmäſsige, festere Hornlage der dorsalen Seite.

Besonders merkwürdig sind die eigentümlichen l y m p h o i d e n Knötchenbildungen (s. Fig. 191), welche in der Subcutis und im Corium liegen und selbst ganz nahe an und in die Epidermis hinein reichen. Im Verlaufe der Gefäſse stellen sie vereinzelte, knötchenförmige Anschwellungen der Adventitia dar, in welchen die Lymphocyten zu dichten Haufen zusammengeballt sind. In der Nähe der Epidermis dringen die Lymphocyten in das Stratum profundum ein, wodurch die abschlieſsende Kontur der Basalmembran verwischt und die Abgrenzung der Epidermis gegen das Corium hin eine unregelmäſsige wird. Dieser Vorgang erinnert an die Verhältnisse der Epitheldestruierung in den Zungenbälgen und

den Mandeln. Auch Hanau hat ähnliche Gebilde in der Fufsbekleidung von Tauben und Eulenfüfsen beobachtet.

Die am Lauf und den Zehen auftretenden Federn sind nach dem Typus der Kontur- und Dunenfedern gebaut. Die grofsen Federn einiger Rassen (Brahma Pudra), welche besonders an den Seiten der Phalangen stehen, haben den Typus der Steuer- oder Schwungfedern, eine mächtig entwickelte Spule, einen allerdings kurzen Schaft, aber ohne Afterschaft, welcher eine Fahne aus Ästen und Strahlen mit Häkchen und Wimpern trägt. Die Fahne bezw. der Schaft kann sich natürlich hier nicht vollkommen entfalten, da er durch die Berührung mit dem Boden bald abgenützt wird.

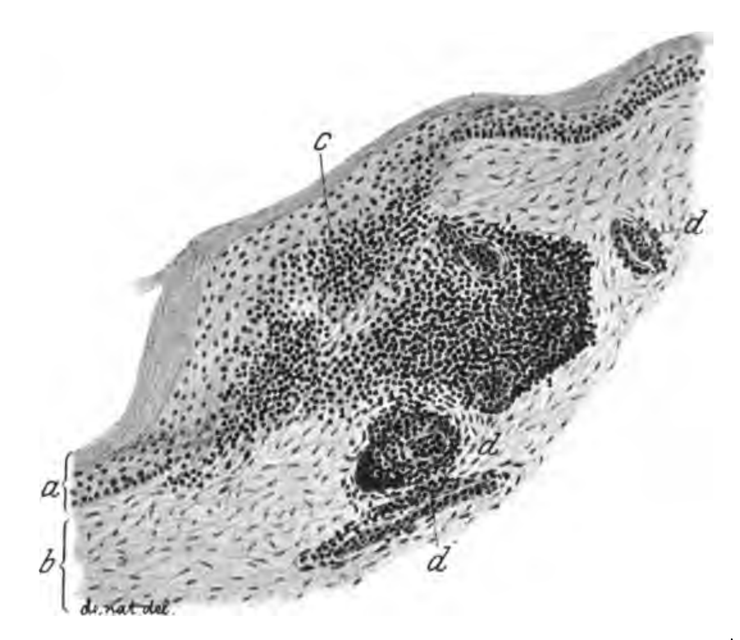


Fig. 191. Lymphfollikel in der Fufsbekleidung des Huhnes (die in Fig. 190 mit *f* bezeichnete Stelle bei starker Vergröfserung). *a* Epithel (Epidermis). *b* Corium. *c* Leukocyten im Epithel. *d* Blutgefäfse mit kernhaltigen roten Blutkörperchen.

Ballen.

Die Unterseite der Phalangen wird von polsterförmigen Vorwölbungen einer rauhen höckerigen Haut bekleidet. Man kann sie sehr wohl mit den Ballen der Fleischfresser vergleichen und dann von einem Sohlenballen über der Gelenkung der Phalangen mit dem Metatarsus und von Zehenballen über den einzelnen Phalangenknochen sprechen. Die schwielige Bedeckung ist um so stärker entwickelt, je mehr der Vogel eine Laufform ist. Die Grundlage bildet ein stark entwickeltes, papillentragendes Bindegewebslager des Coriums, ein Fettpolster der Subcutis; darüber entfaltet sich die mächtige Epidermis.

Das Stratum profundum des Coriums ist hier zu einer enggefügten, massigen Bindegewebsschichte geworden; das Stratum superficiale zeigt hier auch einen mehr geschlossenen Bau und schickt zahlreiche Fortsätze gegen die Epidermis vor (Papillarkörper). Die tiefe Coriumlage scheint nur von den senkrecht zur oberflächlichen Lage aufsteigenden Gefäfsen durchsetzt zu werden, selbst aber nur wenig Gefäfse zu besitzen. Das Coriumgefäfsnetz gibt an jede Papille eine Kapillarschlinge ab. Häufig sind auch hier die Gefäfse von Pigmentgespinsten umgeben. Die Epidermis ist hier sehr schichtenreich und

hat entsprechend den makroskopisch sichtbaren Höckerchen (Körnelung) eine wellige Oberfläche, deren einzelne Erhebung immer eine Summe von Coriumpapillen in sich schliefst. Also bewirkt nicht jede Bindegewebspapille eine Epithelpapille. Die Schichtung des Epithels läfst auch hier nur zwei Zonen unterscheiden, ein Stratum profundum oder Kernschicht und Stratum corneum oder Hornschicht (Kernlose). Demnach fehlt wiederum ein Stratum granulosum. Ein solches wird häufig vorgetäuscht, an der Grenze der kernhaltigen und kernlosen Zone, da hier meist eine intensivere Färbung zustande kommt, was aber nicht auf der Bildung von Keratohyalin, sondern auf einer engeren Zusammenfügung der Hornfasern in den abgeplatteten Epithelzellen beruht. Das Stratum profundum beginnt hier mit Zylinderzellen, darauf folgen einige Zellreihen rundlicher bezw. polyedrischer Formation, deren Kerne dunkel umsäumt, zentral stark lichtbrechend erscheinen; schliefslich werden die Zellen zusammengeprefst in rhomboedrische, horizontal gelagerte Tafeln verwandelt, wobei sie noch immer einen Kern aufweisen. Schon in der polyedrischen Formation treten in den Zellen nach Gramm deutlich darstellbare Hornfasern auf, welche je nach der Schnittrichtung bald punkt-, stäbchen- oder fibrillenförmig sich präsentieren. In dieser Zone treten auch ganz besonders die Interzellularräume bezw. Leistchen hervor und geben dieser Zone ein besonders charakteristisches Gepräge. Die Entstehung der Hornfasern nimmt an der Grenze der kernhaltigen und kernlosen Zone ihren Anfang, vereinzelt schon in der polyedrischen Formation. Das Stratum corneum oder die kernlose Hornschichte zeichnet sich durch grofsen Reichtum der Hornfaserelemente besonders an der Grenze der tiefen Lage aus, was dieser Formation ein faseriges, welliges Aussehen gibt. Die Fasern werden mit der stärkeren Abplattung der verhornenden Zellen immer mehr aneinandergeprefst, und schliefslich erscheint die oberste verhornte Lage als eine fibrilläre Hornmasse, zwischen deren Elementen die interzellulären Raumgebilde vollständig verdrängt wurden. Von hier aus geht dann der Abschilferungsprozefs vor sich.

Krallen und Sporen.

Die Krallen sind differenzierte Epidermoidalgebilde und stellen die Hornscheiden der letzten Zehenglieder dar (Fig. 192). Auf die Bezeichnung Kralle können alle Formen dieser Horngebilde der Vögel einheitlich zurückgeführt werden, und ist daher diese Nomenklatur vorzuziehen. Der Ausdruck Nagel ist nicht passend, da der Nagel des Menschen morphologisch nicht gleichbedeutend mit der Vogelkralle ist, wenngleich platte Krallen scheinbar ähnlich einem Nagel sind; denn die Kralle umgibt als geschlossene Hornkapsel das letzte Zehenglied, gleicht demnach im allgemeinen der Kralle des Fleischfressers, dessen Hornkralle ebenfalls eine geschlossene Hornkapsel des Phalangengliedes (des Krallenfortsatzes) darstellt. Ganz zu verwerfen ist der Name Klaue. Die Gestalt der Krallen steht im engen Zusammenhang mit den Lebensgebräuchen der einzelnen Vogelformen. Sie sind auch sehr unterschiedlich an einem Individuum gebaut, je nach der Lage an den verschiedenen Phalangen.

Die Grundlage für die Kralle bildet der Phalangenknochen. Derselbe wird überzogen von der Lederhaut, und darauf folgt die Epidermis. Die Krallenlederhaut bildet die Fortsetzung der Schuppenlederhaut. An der Basis der letzten Phalangenschuppe schlägt sich diese auf den Knochen über, überzieht aber anfangs noch die sich am proximalen Phalangenende ansetzende Strecksehne. Ein Knochenfalz fehlt hier, so dafs der Übergang der Schuppenlederhaut in die Krallenlederhaut der denkbar einfachste ist. An ihr unterscheidet man rein örtlich:

a) die Wandlederhaut: beginnt am Grunde oder der Wurzel der Kralle als Fortsetzung der Schuppenlederhaut und überzieht die dorsale gewölbte Knochenfläche;



b) die Sohlenlederhaut: als Fortsetzung der Ballenlederhaut: überzieht die plantare Knochenfläche. An der Phalangenspitze vereinigen sich beide, setzen sich aber noch ein Stück weit (bis 1 cm) als zottenförmiges Lederhautgebilde über den Knochen hinaus in die Krallenspitze fort. Die Krallenlederhaut zeigt überall den gleichen unveränderten Bau der Körperhaut, hat keine Papillen oder andere Erhebungen und kann dem histologischen Bau nach überhaupt nicht in besondere Abschnitte zerlegt werden.

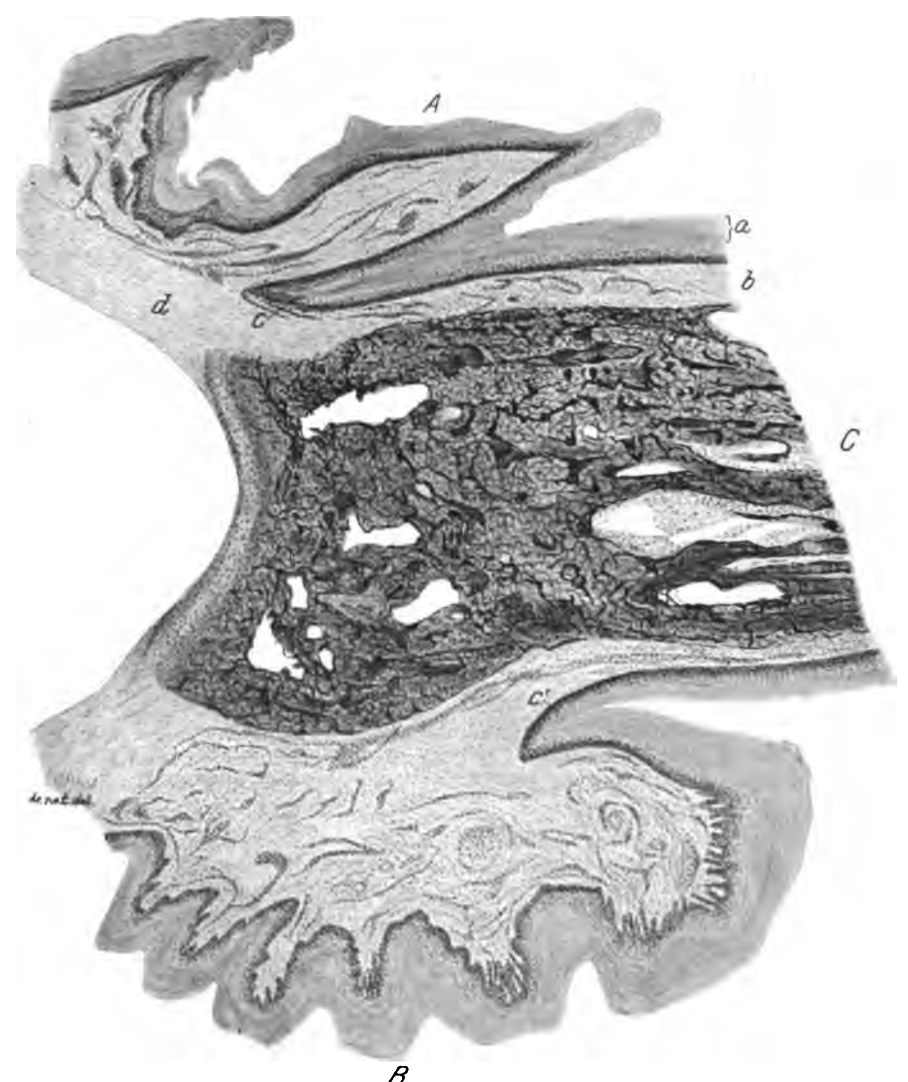


Fig. 192. Kralle vom Huhn im Längsschnitt. *A* Zehenschuppe. *B* Zehenballen. *C* Phalangenknochen. *a* Hornscheide. *b* Lederhaut. *c-c'* Krallenwurzel. *d* Sehne.

Die Epidermis ist dementsprechend einheitlich gestaltet, und es kann auch hier an der Hornscheide nur makroskopisch eine Krallenwand und Krallensohle gedeutet werden. Die Epidermis unterscheidet sich nicht wesentlich von jener der Schuppen und der Zehenballen. Es ist demnach der Übergang in die Krallenepidermis ein allmählicher. Was die Epithellagen betrifft, so haben wir

wiederum tiefe, kernhaltige und obere kernlose Hornschichten: ein Stratum granulosum fehlt auch hier. Nach der Konsistenz der Hornschicht kann ein Weich- und Harthorn unterschieden werden. Zieht man die Hornscheide an einer durchschnittenen, frischen Kralle ab, so bleibt das Weichhorn an der Krallenlederhaut. Es entspricht diese Hornmasse den oberen Schichten des Stratum profundum. Solches Weichhorn finden wir auch in der Krallenspitze als Produkt des Krallenlederhautfortsatzes (Spitzenzotte). Anderseits sehen wir, dafs das Harthorn da, wo es in die Schuppe übergeht, demnach an der Krallenwurzel, sehr dünn, gegen die Spitze hin bedeutend dicker wird. Die Krallenhornscheide nimmt also mit der Entfernung von der Krallenwurzel an Dicke zu. Die Wachstumsfläche nach abwärts wird durch die oberflächlichste Hornfläche bedingt, welche ihren Ursprung von den Zellen am Übergang in die Schuppe nimmt. Die Achse dieser Zellen ist parallel der Krallenachse. Das Dickenwachstum wird von den senkrecht zur Knochenfläche stehenden Basalzellen bewirkt, durch Hornproduktion, von innen nach aufsen, und durch Verbindung ihrer Hornmasse mit dem abwärts strebenden Wurzelhorn. Embryonal entwickelt sich auch auf den Krallen eine Epitrichialschicht, welche durch das Auswachsen der Krallen schon vor dem Auskriechen stark gedehnt und an der Spitze zerrissen wird; ebenso verursacht die Wucherung der Schuppen eine starke Ausdehnung des Epitrichiums, und nach dem Auskriechen gehen die ausgetrockneten äufsersten Zellen, das Epitrichium, ebenso verloren wie später die äufseren Epidermiszellen.

Den Zehenkrallen homologe und den Sporen analoge Bildungen kommen an der vorderen Extremität nicht selten vor. So zeigt der Daumen immer eine Kralle, wenn er aus zwei Phalangen besteht; seltener entsteht ein solches Horngebilde am zweiten, noch seltener am dritten Finger. Eine Fingerkralle haben manche Hühner.

S p o r e n: Bei Hühnervögeln findet sich in der Regel am Lauf (Metatarsus) plantar und medial eine sehr harte vorspringende Hautverdickung, der Sporn, der sich besonders stark bei den männlichen Vögeln entwickelt. Dieses Gebilde wird in seiner Entstehungsursache auf geschlechtliche Zuchtwahl zurückgeführt, stellt demnach einen sekundären Geschlechtscharakter dar. Er dient den männlichen Vögeln als Waffe zur Bekämpfung der Nebenbuhler. Die Weibchen haben höchstens entsprechende rudimentäre Gebilde; nur wenn sie alt und unfruchtbar werden, entwickelt sich bei ihnen, wie ein Hahnengefieder, auch ein Sporn; ebenso bei Poularden. Es können ausnahmsweise an demselben Vogel mehrere Sporen auftreten; solche Vermehrungen hat man auch an domestizierten Hühnern (bis fünf an jedem Beine) beobachtet. Gelegentlich hat man in dem Sporn ein Homologon der fünften Zehe sehen wollen; diese Auffassung ist indessen irrig, er ist ein ganz selbständiges Gebilde. Er läfst sich leicht von der Stelle des normalen Vorkommens auf eine andere Körperstelle transplantieren.

Im allgemeinen hat der Sporn eine konische Gestalt und besitzt eine flache Basis. Der Basalteil wird meistens von einer Anschwellung des unterliegenden Knochens getragen. In diesem Falle kann der hornige Sporn von dem ihn tragenden Knochenzapfen, wie das Horn der Rinder vom Stirnzapfen, abgezogen werden. Zwischen Knochen und Horn liegt stets eine Schicht von Lederhaut und von Zellen des Stratum profundum der Epidermis. Durch bedeutende Produktion der Epidermis wird der hornige Teil des Spornes oft zu einem mächtigen krallenförmigen Gebilde ausgestaltet. Der Sporn des Huhnes, der aus einer bindegewebigen Grundlage, einem relativ dünnen Stratum profundum der Epidermis und einer mächtigen Hornschicht gebildet ist, zeigt keine Spur von Papillenbildung.

Aufserdem kommen am Flügelbug auf dem Metakarpal- und auf dem radialen Karpalknochen sporenähnliche Gebilde vor, die, wie die Fufssporen,



einen Knochenkern zur Stütze haben können, der aber morphologisch nicht einem Finger entspricht, sondern ebenfalls eine selbständige Bildung ist, Flügelsporn.

Besonder Hautabschnitte.

Augenlider: Der Vogel besitzt ebenfalls drei Augenlider. Während die vertikalen, also das obere und untere Lid, Falten der allgemeinen Körperhaut darstellen, wird das dritte Augenlid (Nickhaut) von der Conjunctiva gebildet. Am Rande der Augenlider stehen bei den meisten Vögeln Wimpern in Gestalt modifizierter Federn, als Borsten, Pinseldunen und als kleine Federn mit schwach entwickelter Fahne. Die Aufsenfläche der Augenlider verhält sich wie die allgemeine Decke und entbehrt der Drüsen und Federn. Die Innenfläche ist in eine Art Schleimhaut umgewandelt und geht kontinuierlich auf die äufsere Fläche der Hornhaut über als Conjunctiva palpebrarum.

Nasenöffnungen: Die äufseren Nasenöffnungen, meist rund oder oval, liegen in der Regel weit nach hinten am Oberschnabel und sind in der Regel von einem Federnkranz umgeben.

Zügel (Lorum, Riemen) heifst die zwischen Schnabelwurzel und Auge befindliche, bei manchen Vögeln nackte oder auffällig gefärbte Gegend.

Ohr, äufseres (Ohröffnung): Die äufsere Ohröffnung ist ganz allgemein von Federn (Federnkranz) bedeckt. Die Ohrfedern sind mehr oder weniger reduziert, borstenartig, da ihre Fahne schwach ausgebildet ist. Ein eigentliches äufseres Ohr besitzen nur die Eulen in Form einer nach vorn gelegenen, häutigen Klappe. Sehr häufig findet sich etwas nach innen vom äufseren Ohrrand eine dünne Falte der äufseren Haut, welche quergestellt ist und die von Knochen umgebene Ohröffnung in zwei Teile scheidet. Der obere Teil ist ziemlich flach und endigt blind; der Teil unterhalb der Falte führt in das eigentliche Ohr bis zum Trommelfell. Beim Haushuhn wird diese Falte durch ein rudimentäres, an der Oberfläche warziges Wülstchen vertreten. In der Wand des Ohreinganges sind kleine Ohrschmalzdrüsen vorhanden.

Hautanhänge: Kamm, Stirnzapfen, Wangen-, Ohr- und Kehllappen sind besondere Anhangsgebilde der Haut, durch welche Rasse und Geschlechtscharaktere zum Ausdruck kommen. Diese schwellbaren Hautduplikaturen zeichnen sich histologisch vor allem durch ein reichverzweigtes Gefäfssystem aus. In einer lockeren, fetthaltigen Subcutis verlaufen weite Blut- und Lymphgefäfse, welche zunächst im Stratum profundum des Coriums ein Gefäfsnetz formieren, von welchem aus dann zahllose Kapillarschlingen im Stratum superficiale des Coriums senkrecht gegen das Epithel ansteigen. Die tiefe Coriumlage bildet ein horizontales, in Bündeln durchflochtenes Bindegewebslager; die aufserordentlich dicht gefügte und feinfaserige, obere Coriumlage ist vertikal gestellt. Im Ohrlappen liegt im Stratum profundum des Coriums ein Lager glatter Muskelzellen, Stratum musculare (muscularis). Auch im Stirnzapfen des Truthahns finden sich glatte Muskelzüge. Die Epidermis ist mehrschichtig, oberflächlich verhornt, ohne Zona granulosa. Die Oberfläche ist nicht glatt, sondern entsprechend den makroskopisch sichtbaren Runzeln durch einzelne Furchen und Rinnen eingekerbt.

Die Färbungen werden durch die Blutgefäfsverteilung bezw. deren jeweilige Blutfülle hervorgebracht, und wo an solchen Hautgebilden ein Wechsel der Färbung besteht (Meleagris), spielen auch die Lymphbahnen eine Rolle (s. auch Farbenpigmente).

Literatur. Davies, H. R., Die Entwicklung der Feder u. ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden. Morphol. Jahrb. Bd. 15. 1889. — Exner, S., Über die elektrischen Eigenschaften der Haare und Federn. Arch. f. Physiol. 1895 (61) bis 1896 (63). — Ficalbi, E., Sulla architettura istologica di alcuni peli degli uccelli. Atti della Societá Toscana in Pisa 1891 (11). — Gardiner, E. G., Beiträge zur Kenntnis

des Epitrichiums u. der Bildung des Vogelschnabels. Inaug.-Dissert. Leipzig 1884. — Gadow, Vögel in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 1891. — Gegenbauer, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere 1898. — Hanau, A., Beiträge zur Histologie des Vogelfufses. Inaug.-Diss. Bonn 1881. — Helm, A. F., Über die Hautmuskeln der Vögel, ihre Beziehungen zu den Federfluren und ihre Funktionen. Journ. f. Ornitholog. 1884. — Kerbert, C., Über die Haut der Reptilien u. anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 13. 1877. — Keibel, Fr., Ontogenie u. Phylogenie von Haar u. Feder. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 5. 1895. — Kofsmann, R., Über die Talgdrüsen der Vögel. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 21. 1871. — Kölliker, A., Über die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 45 1887. — Küster, E., Die Innervation und Entwicklung der Tastfeder. Morphol. Jahrb 34. Bd. H. 1. 1905 — Leydig, Fr., Lehrbuch der Histologie des Menschen u. der Tiere. Frankfurt 1857. — Lewin, M., Über die Entwicklung des Schnabels von Eudyptes chrysocome. Jenaische Zeitschr f. Naturw. Bd. 37. 1902. — Mascha, E., ber den Bau der Schwungfedern. Zoolog. Anz. Bd. 26. Nr. 689 u. 690. – Maurer, Fr., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge Leipzig 1895. — Marshall, W., Der Bau der Vögel. 1895. — Nitzsch, Ch. L., Pterylographie. Halle 1840. — Rosenstadt, B., Über das Epitrichium des Hühnchens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 49. 1897. — Seufferth, L., Über das Vorkommen und Verhalten glatter Muskeln in der Haut der Säugetiere und Vögel. Würzburg. Naturw. Zeitschr. Bd. III. 1862. — Schwann, Th, Mikroskopische Übereinstimmung in der Struktur u. dem Wachstum der Tiere u. Pflanzen. Berlin 1839. — Stern, Margarete, Histologische Beiträge zur Sekretion der Bürzeldrüse. Arch. f. mikroskop. Anatomie u. Entw. Bd. 66. H. 2. 1905. — Voit, E., u. Krummacher, Versuche an Tauben über die Bedeutung des Federkleides. Sitzungsb. d. Ges. f. Morphol. u. Phys. in München. XIX. H. II. 1903. — Waldeyer, W., Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare u. Federn. Beiträge z. Anat. u. Embryol. als Festgabe f. J. Henle. Bonn 188'. — Bezüglich weiterer Literaturangaben wird auf folgende Werke verwiesen: Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches. Bd. VI. Abt. IV: Vögel. — Dwight: Annals of the New York academy of sciences. Vol. 13. S. 318. 1900/01. — Keibel, Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsg. Merkel u. Bonnet). Bd. V. S. 619. 1895.

III.

Die Milchdrüse.

Von

Dr. Paul Martin,

ordentlicher Professor an der Universität Giefsen.

Die Histologie der Milchdrüse bietet in Hinsicht auf das absondernde Parenchym und die Ausführungsgänge bei den verschiedenen Haussäugern viel Gleichartiges, wogegen im feineren Baue der Zitzen mannigfache Abweichungen bestehen. Das milchabsondernde Drüsengewebe stellt im ausgebildeten Zustande die Hauptmasse des Organes dar. Es zeigt makroskopisch gelbliche oder gelbrötliche Körnchen, welche durch die weifsen Züge des mehr oder weniger stark entwickelten Bindegewebes zu Läppchen zusammengehalten werden.

Beim Fleischfresser und Schweine liegen die beiderseitigen Drüsenabteilungen mit je einer Zitze versehen in getrennten Reihen hintereinander. Aber auch bei denjenigen Tieren, bei welchen die rechte und linke Drüsenhälfte durch die allgemeine Decke zu einer Masse zusammengehalten werden, wie beim Pferd und den Wiederkäuern, ist das Drüsengewebe durch eine mediane, bindegewebige Scheidewand in zwei symmetrische Hälften geschieden. Beim kleinen Wiederkäuer ist jederseits nur eine einheitliche Drüsenmasse entwickelt, welche ihr Sekret durch je eine Zitze entleert. Beim Rinde hingegen sind jederseits zwei Viertel (manchmal auch drei Drüsenteile) mit je einer Zitze vorhanden, welche indessen so innig miteinander verschmolzen sind, dafs eine Unterscheidung der Viertel ohne Injektion des Gangwerkes der Drüse unmöglich ist. Wenn man aber verschiedene Farben in die Ausführungsgänge des vorderen und hinteren Viertels so einspritzt, dafs auch die feineren Hohlräume erfüllt werden, so sieht man deutlich, dafs die Quell- und Stromgebiete beider Viertel streng voneinander geschieden sind. Beim Pferde ist jederseits zwar nur eine Zitze vorhanden, dieselbe besitzt aber zwei Gangmündungen, und diesen entsprechend zerfällt auch der Drüsenkörper in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Wie beim Rinde so fällt auch beim Pferde die Trennung in ein vorderes und hinteres Viertel auf der Schnittfläche nicht ohne weiteres auf, sondern sie läfst sich erst durch verschiedenfarbige Injektion des Kanalwerkes nachweisen.

Das sezernierende Parenchym und die Milchabsonderung.

Bei der Untersuchung des Drüsenparenchyms ist vor allem daran festzuhalten, dafs die mikroskopische Beschaffenheit der Drüse sehr wechselt, je nachdem man das Organ eines jungen, noch nie trächtig gewesenen, eines hochträchtigen, eines im Beginn, auf der Höhe oder am

Ende der Säugezeit befindlichen oder endlich eines alten, sterilen Tieres untersucht.

Form und Anordnung der Alveolen. Bei jungen Tieren, deren Drüse noch keine Milch absondert, läfst sich deutlich erkennen, wie eine Anzahl von Alveolenanlagen in Läppchen gruppiert um einen Ausführungsgang gelagert sind und wie sich dieselben durch primäre und sekundäre Gänge von allen Seiten her in den zentralen Gang ergiefsen. Während aber das mit hohem Pflasterepithel ausgelegte Gangwerk durchweg eine deutliche Lichtung zeigt, besteht das spätere, absondernde Drüsengewebe noch aus langgestreckten Epithelsprossen, in welchen entweder gar kein Hohlraum oder nur eine sehr enge Lichtung nachweisbar ist. Die Form der Epithelsprossen wechselt. Manche derselben stellen langgestreckte Zellzapfen mit unregelmäfsigen Verdickungen und Auswüchsen dar; andere sind kurz und rundlich. Es prägt sich also jetzt schon die Mittelstellung des Organes zwischen tubulöser und alveolärer Drüsenform aus. Die Zellen der Sprossen bilden ein dichtgedrängtes Pflasterepithel. — Bemerkenswert ist bei solch jugendlichen Drüsen die verhältnismäfsig geringe Entwicklung des Drüsengewebes gegenüber dem reichlichen interstitiellen Bindegewebe. In diesem sowohl wie auch im Epithel finden sich bei jungen Rindern schon jetzt zahlreiche Leukocyten vor.

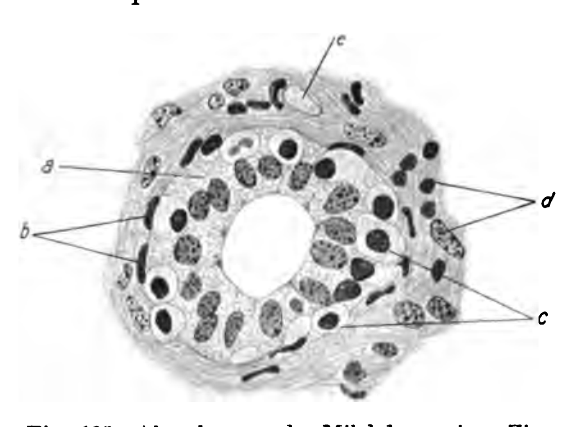


Fig. 193. Alveolus aus der Milchdrüse einer Ziege zur Zeit der Geburt.
a Epithel. *b* Korbzellen. *c* Leukocyten. *d* Bindegewebskerne. *e* Blutkapillare.

Bei der Weiterentwicklung der jugendlichen Milchdrüse während der ersten Lebensjahre und der erstmaligen Schwangerschaft wachsen die genannten Zellsprossen unter wiederholter Zweigbildung aus, so dafs schliefslich eine grofse Menge kolbig erweiterter Endschläuche und Endbläschen vorhanden ist. Gleichzeitig damit erhalten die Endhohlräume eine allmählich weiter werdende Lichtung, und ihre Wand wird nun von einschichtigem, ziemlich hohem Pflasterepithel gebildet, dessen Zellgrenzen deutlich bemerkbar sind. In den engeren Alveolen übertrifft zumeist die Höhe der Zellen deren Breite, während die weiteren Alveolen zum Teil ein etwas abgeflachtes Epithel führen, dessen Kerne der Breite nach oval erscheinen. Der Inhalt der jugendlichen Drüsenalveolen und Ausführungsgänge besteht aus einer gleichartigen gelblichen Masse, in welcher sich vereinzelte abgestofsene Epithelzellen, Leukocyten und freie Kerne vorfinden. Auch im interstitiellen Bindegewebe und zwischen den Epithelzellen sind oft sehr zahlreiche Leukocyten nachweisbar.

Bei der Vorbereitung der Milchdrüse zur Sekretion, welche zu Ende der Schwangerschaft eintritt, ändert sich das Aussehen des absondernden Epithels, wie auch des Drüseninhaltes ganz beträchtlich.

Von vornherein ist zu betonen, dafs niemals alle Teile der Drüse gleich beschaffen sind, sondern dafs sich verschiedenartige Stufen der Weiterentwicklung, wie auch später der physiologischen Tätigkeit oft dicht nebeneinander vorfinden. Die verschiedenen Bilder sollen hier indessen so geschildert werden, wie sie sich an einem Drüsenläppchen in der Zeitfolge zeigen würden. — Bei hochträchtigen Tieren, welche bis dahin keine Milch gaben, sind die schon erweiterten Drüsenalveolen, welche sich zur Sekretion vorbereiten, mit pflasterförmigen Epithelzellen ausgekleidet, deren Protoplasma fein gekörnt erscheint. Sie sind gegen die Drüsenlichtung scharf, gegen die Nachbarzellen weniger deutlich abgegrenzt. Das Epithel wird später höher, nicht selten zylindrisch. Es ist in dieser Form (Fig. 193) von einer Ziege zur Zeit der Geburt dargestellt, und man ersieht daraus, dafs sich solche Entwicklungsstufen der Alveolen, wie sie während der Schwangerschaft sehr verbreitet angetroffen werden, auch noch später vorfinden. (Umgekehrt eilen manche Drüsenteile in der Entwicklung weit voraus und zeigen schon frühzeitig volle Sekretion.)

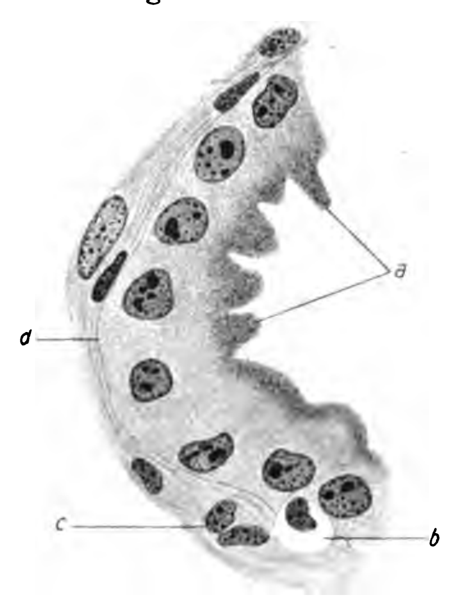


Fig. 194. Milchdrüse der Ziege. Zeit der Geburt.

a Protoplasmafortsätze der Epithelzellen. *b* Leukocyt. *c* Bindegewebskerne. *d* Membrana propria.

Nicht selten sind die gegen die Drüsenlichtung sehenden Teile der hohen Epithelzellen kuppenförmig abgerundet und durch spaltförmige Täler voneinander getrennt (Fig. 194). In dem nun stark granulierten und daher dunkler erscheinenden Protoplasma finden sich oft jetzt schon gegen die Drüsenlichtung hin kleine Fettröpfchen vor, welche auf die einsetzende Sekretion hindeuten. Hin und wieder trifft man Kernteilungsfiguren im Epithel an. Sowohl in dem nun spärlicher gewordenen interalveolären Bindegewebe, als auch zwischen der Membrana propria und den Drüsenepithelien oder zwischen diesen letzteren selbst finden sich mehr oder minder zahlreiche Leukocyten, von denen manche den Charakter der sog. Plasmazellen tragen. Von den Epithelzellen lassen sich die Leukocyten in der Regel leicht durch die stärkere Färbbarkeit und häufig unregelmäfsige Form der Kerne unterscheiden. Wenn dies nicht der Fall ist und die Leukocyten in gröfserer Zahl vorhanden sind, kann dadurch Mehrreihigkeit des tatsächlich einschichtigen Epithels vorgetäuscht werden. Auch in den Drüsenlichtungen trifft man häufig Leukocyten an. Dieselben sind eingeschlossen in eine feine, fettglänzende, grofsenteils aus Milchkügelchen und Kasein in verschiedenem Verhältnis bestehende Masse. Es ist dies jene Vorstufe der Milch, welche als Colostrum bezeichnet wird, und wir haben die fraglichen Zellen daher als Colostrumkörperchen anzusprechen (s. hinten). Das Fett des Alveoleninhaltes

stammt aus den Epithelzellen, wo es in einer Weise gebildet wird, die nachher genauer erörtert werden soll. Die Zahl der schon fettbildenden Alveolen richtet sich hauptsächlich nach dem Fortgeschrittensein der Schwangerschaft, ist aber auch im Einzelfalle verschieden. Noch auf früheren Stufen stehende und schon kolostrierende Alveolen können bunt durcheinander angetroffen werden, und man darf nie ein vollkommen einheitliches Bild auf mikroskopischen Schnitten erwarten.

Die Bedeutung der Colostrumkörperchen s. S. 239 und 240.

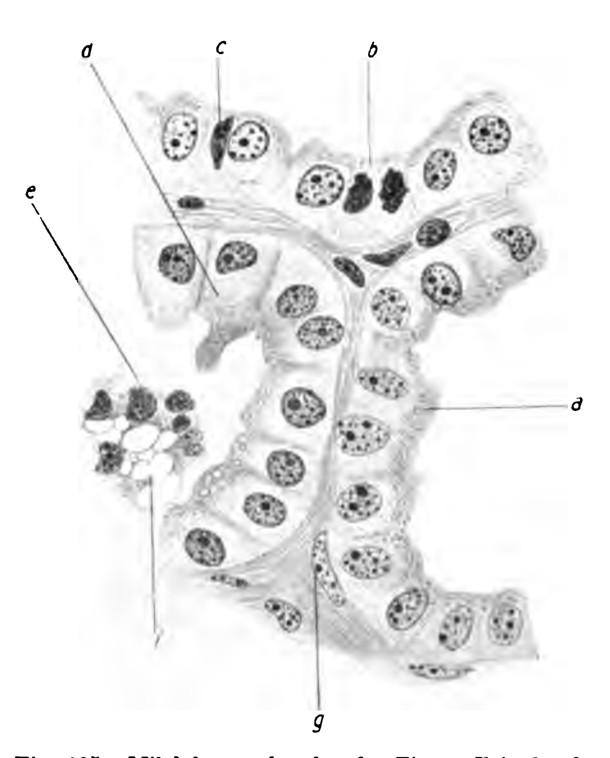


Fig. 195. Milchdrüsenalveolen der Ziege. Zeit der Geburt. Beginn der Fettbildung.

a Fettröpfchen im Epithel. *b* Kernteilungsfigur (Tochterkerne). *c* Leukocyt im Epithel. *d* Epithelzelle mit Protoplasmafortsatz. *e* Alveolarinhalt mit Zellen. *f* Freies Fett. *g* Interalveoläres Bindegewebe.

Nach der Geburt setzt die eigentliche Milchsekretion ein, d. h. das Sekret der Drüse verliert im Verlaufe einiger Tage mehr und mehr die Eigenschaften des Colostrums und nimmt die endgültige Milchbeschaffenheit an (s. S. 239). Die Lichtungen der Alveolen werden nun fast sämtlich durch die Füllung mit Sekret bedeutend weiter, und das interstitielle Bindegewebe wird dementsprechend sehr spärlich. Die Drüsenzellen zeigen grofsenteils rege fettbildende Tätigkeit. Ihr Aussehen wechselt je nachdem das Sekret noch in ihnen enthalten ist oder schon in die Drüsenlichtung abgegeben wurde. Ist das erstere der Fall, so verhält sich das Bild nach dem Grade des Fortschreitens der Fettbildung verschieden. Im allgemeinen sind solche Zellen hoch, nahezu zylindrisch und zeigen dasselbe Aussehen wie die Zellen vieler Alveolen vor der Geburt. Ihre basalen Teile sind dicht zusammengefügt, während der mehr oder weniger abgerundete, zentrale Teil oft in die Alveolenlichtung vorspringt. Der rein protoplasmatische Basalteil der Zellen, in welchem der grofse, rundliche Kern gelegen ist, erscheint fein gekörnt, manchmal mit Stäbchenzeichnung. In dem oberflächlichen Abschnitte hingegen zeigen zahlreiche helle, stark lichtbrechende Körnchen und Tröpfchen den Beginn der regeren Fettbildung an. Das Protoplasma zwischen diesen Fetttröpfchen erscheint als zierliches Gitterwerk. — Nach und nach vergröfsern sich die Fettröpfchen und fliefsen unter Schwinden des sie trennenden

Protoplasma teilweise zusammen. Gleichzeitig dringt die Fettansammlung immer mehr in basaler Richtung vor und erreicht schliefslich die Höhe des Kernes. Tritt das Sekret schon in frühen Stadien der Fettbildung aus den Zellen in die Drüsenlichtung über, so erscheint der Zelleib an der zentralen Oberfläche wie gefranst*), und es mag sein, dafs hin und wieder einzelne protoplasmatische Fetzen der Zellen sich mit ablösen, während die Fransen wieder eingezogen werden. Bei längerem Verweilen in einer Zelle hingegen fliefsen die Fettröpfchen schliefslich zu einem Tropfen von ansehnlicher Gröfse zusammen (Fig. 196), welcher die Zelle wie aufgebläht erscheinen läfst. Nach Abgabe dieser Tropfen bleibt die der Drüsenlichtung zugewandte Zelloberfläche glatter und schärfer abgegrenzt, als wenn das Fett in feinerer Tropfenform ausgestofsen wurde. Bei sehr starker Anhäufung des Sekretes in einer Zelle kann deren Kern flachgedrückt werden, und er behält diese Form mitunter auch nach der Ausstofsung des Fettes noch bei. Nicht selten drängt ein Fetttropfen den Kern nach der Lichtung zu (Fig. 196).

Fig. 196. Milchdrüsenalveolen der Ziege zur Zeit der Geburt unmittelbar nebeneinander in verschiedenen Sekretionsstadien.
a Epithel in Ruhe. *b* Alveolarinhalt aus Zellen bestehend. *c* Glatte Muskelzelle. *d* Bindegewebe. *e* Alveolarinhalt aus geronnenem Kasein und freiem Fett bestehend. *f* Fettropfen in den Epithelzellen. *g* Blutkapillare.

Die entleerte Drüsenzelle bildet wieder neues Fett, nachdem sich der protoplasmatische Zelleib, soweit er bei der Sekretion geschwunden war, ersetzt hat. Die Zellen werden wieder höher, und der Absonderungsvorgang wiederholt sich in der soeben beschriebenen Weise.

Wie es den Anschein hat, schieben sich jedoch manchmal längere Zeiten der Ruhe zwischen die Tätigkeitsperioden der Zellen bezw. ganzer

*) Diese Fransen werden allerdings von manchen als postmortale Gebilde angesehen.

Alveolen ein. Denn nicht alle Alveolengruppen einer in Absonderung begriffenen Drüse zeigen gleiche histologische Bilder. Man trifft vielmehr bei ein und derselben Drüse in der einen Gegend die Zeichen voller Absonderung, in anderen Abschnitten Erscheinungen des Stillstandes, und es ist wichtig, dafs gerade in den letztgenannten Teilen Kernteilungsfiguren in gröfserer Menge vorkommen.

Ottolenghi findet, dafs sich solche Inseln ruhenden Drüsengewebes beim Meerschweinchen von den tätigen Drüsenalveolen unterscheiden: 1. durch das Fehlen der Streifung im Zellprotoplasma, wie sie bei den tätigen Zellen gefunden wird (und wie auch ich dieselbe manchmal fand), 2. durch die Konstanz und gröfsere Anzahl der Mitosen, 3. durch die dichte Leukocyteninfiltration, 4. durch die Spärlichkeit wirklichen Sekretes, welches hier fast nur auf wenige Fettröpfchen reduziert ist, 5. durch die Anwesenheit von kolloidartigen Schollen im Sekrete.

Neben diesen Inseln fand Ottolenghi noch eine zweite Sorte von Alveolen, welche er als kolostrierende ansieht. Ihre Zellen zeigen ebenfalls noch keine Streifung des Protoplasmas, und Mitosen finden sich auch hier konstanter und häufiger als in den tätigen Drüsenteilen. Hingegen finden sich nicht mehr so viele Leukocyten wie bei den Inseln ruhenden Drüsengewebes. Aufserdem enthalten manche Alveolen grofse Zellen.

Auch bei der Kuh fand Ottolenghi in der laktierenden Drüse Läppchen von verschiedenem Aussehen. Ich habe diese Verhältnisse durch meinen Schüler Lenfers genauer untersuchen lassen, und wir fanden, wie Ottolenghi, tätige und ruhende Drüsenteilchen nebeneinander. Die stark sezernierenden Lobuli zeichnen sich makroskopisch durch dunkleres Aussehen von den weniger stark absondernden oder ruhenden Teilen aus. Die Art der Mengung ist verschieden. Manchmal sind umfangreichere Bezirke gleichartig beschaffen, andere Male finden sich die verschiedenen Tätigkeitsformen sozusagen alveolenweise durcheinander gewürfelt. Die Zahl der ruhenden Alveolen scheint zu Beginn und am Ende der Laktation verhältnismäfsig gröfser zu sein. Stets sind die ruhenden Drüsenteile bedeutend reicher an Bindegewebe als die absondernden, und es ist eine starke Zuwanderung von Leukocyten (und Plasmazellen) bemerkbar. Die Epithelzellen können noch geringe Mengen von Fett absondern oder auch vollkommen in Ruhe sich befinden. In letzterem Falle ist das Protoplasma des Epithels, welches bei tätigen Zellen stets mehr oder weniger getrübt erscheint, klar. Wenn in der Alveolenlichtung noch Sekret enthalten ist, führt dasselbe meist zahlreiche Leukocyten, welche den Colostrumkörperchen gleichzusetzen sind.

Die ruhenden Alveolen besitzen nach Ottolenghi auch bei der Kuh zahlreiche Mitosen, welche den Wiederersatz verloren gegangener Epithelzellen ermöglichen, und dafs ein solcher notwendig ist, schliefst Ottolenghi daraus, dafs Alveolen vorkommen, in welchen das Protoplasma der Zellen gänzlich zerfallen erscheint und gleich dem Alveolenlumen zahlreiche rundliche Körnchen enthält, die auf eine Entartung des Protoplasmas hindeuten. Manchmal kommen auch Lappen vor, bei welchen die Alveolen eine oder mehrere grofse einkernige Zellen enthalten. Oft sind diese Zellen dicht mit Fettröpfchen erfüllt.

Nach den vorstehenden Befunden ist es im hohen Grade wahrscheinlich, dafs die tätigen Alveolen nach einer gewissen Zeit der vollen Absonderung in einen vorübergehenden Ruhezustand zurücktreten, währenddessen das Epithel fettarm oder fettfrei erscheint und auch in den Alveolen kein Fett oder nur Spuren desselben gefunden werden. Die Leukocyteninfiltration hängt wohl mit der Fortschaffung der spärlichen Sekretreste zusammen, welche z. T. von den Leukocyten aufgenommen werden. Während dieser Ruhepause in der Absonderung findet ein Wiederersatz abgenutzter und zugrunde gegangener Epithelien unter den Erscheinungen der Mitose statt. Hierauf werden die Epithelzellen wieder höher, prismatisch. Es treten deutliche Fettropfen in ihren freien Enden auf, die Sekretion wird allmählich stärker, die Alveolen weiter, Leukocyteninfiltration und Mitosenbildung hingegen erscheinen spärlicher. Nach und nach stellt sich wieder die volle Sekretion ein. Wir können also annehmen, dafs ähnliche Vorgänge, wie sie bei der Vorbereitung der

Drüse zur Absonderung während der Schwangerschaft in Massen beobachtet werden, sich hier im kleinen vereinzelt abspielen.

Aus dem eben erwähnten verschiedenen Verhalten der Läppchen einer absondernden Drüse erklären sich z. T. die sehr voneinander abweichenden Angaben über das Vorhandensein von Mitosen und von Leukocyten zur Zeit der vollen Laktation. Beide finden sich am zahlreichsten in den ruhenden und dann in den „kolostrierenden" Läppchen, während sie in Läppchen mit voller Absonderung stark zurücktreten oder vollkommen fehlen.

Die Höhe des Drüsenepitheles ist von verschiedenen Umständen abhängig. Eine Erhöhung der Zellen bewirkt namentlich das Anwachsen der Menge des Zellprotoplasmas bei der Vorbereitung zur Sekretion. Dafs die Höhenzunahme nicht allein auf den Seitendruck der Zellen zurückzuführen ist, beweist das Vorhandensein von Spalten zwischen den zentralen Oberflächenteilen derselben. Abflachung der Zellen erfolgt durch die Abgabe des Sekretes, namentlich wenn die Zellen vorher stark mit Fett gefüllt waren. Aufserdem werden die Zellen aber auch durch das Sekret, welches die Alveolen stark ausdehnt, breitgedrückt, und zwar manchmal so, dafs man sie als Plattenepithelien bezeichnen könnte. Entsprechend den verschiedenen Funktionszuständen in einer Drüse findet man auch verschieden hohes Epithel oft in demselben Schnitte vor.

Der **Inhalt der Drüsenalveolen** wird bei den säugenden Tieren in der Hauptsache von den verschieden grofsen Fetttröpfchen oder Milchkügelchen gebildet, welche aus den Drüsenepithelien stammen. Zwischen den Milchkügelchen findet sich eine in mikroskopischen Schnitten feinkörnig erscheinende, wesentlich aus Kasein bestehende Masse. Sie bildet entweder ein Maschenwerk zwischen den Milchkügelchen oder zusammenhängende Schollen, in welchen nur vereinzelte Milchkügelchen eingeschlossen sind. Nicht selten findet man Milchkügelchen, welchen noch kappenförmige Protoplasmafetzen aufsitzen. Auch freie Kerne sind ziemlich häufig, seltener hingegen auf der Höhe der Laktation kernhaltige Zellen, Leukocyten, deren Protoplasma mit Fetttröpfchen durchsetzt ist.

Die kappenförmigen Protoplasmafetzen an den Milchkügelchen sind jedenfalls bei der Ausstofsung des Fettes aus den Zellen mitgerissen worden. Die freien Kerne rühren zum Teil von durchgewanderten und zerfallenen Leukocyten, zum Teil von Epithelzellen her. Leukocyten werden dementsprechend nicht nur zur Zeit der Colostrumbildung und der Involution der Drüse, sondern auch, wenngleich viel spärlicher, auf der Höhe der Laktation sowohl im interstitiellen Gewebe wie auch im Epithel und in den Alveolen angetroffen. Sie liefern offenbar auch ihren Beitrag zum Sekrete, indem sie zerfallen. Aufserdem gehen einzelne Epithelzellen durch Abnutzung bei der Sekretion zugrunde. Man findet daher ziemlich häufig Bilder von Karyolysen im Epithel, ja sogar fettig degenerierte Epithelkerne, welche dann in das Sekret übergehen. Dafs aber ein sehr ausgedehnter Epithel- und Kernzerfall stattfindet (wie Michaelis ihn annimmt), ist unwahrscheinlich.

Nicht selten finden sich in den Alveolen des Euters der Haustiere den **Corpora amylacea** ähnliche Gebilde von sehr verschiedener Gröfse. Dieselben stellen im ausgebildeten Zustande konzentrisch geschichtete Körper dar, welche manchmal die ganze Lichtung der Alveole ausfüllen. Oft zeigen sie bei genauer Betrachtung feine radiäre Streifung. Ihr Zentrum bildet ein meist etwas hellerer, manchmal aber auch dunkler, runder Kern. Sie nehmen Farbstoffe (Hämatoxylin, Fuchsin usw.) gierig an, zeigen dabei aber verschiedene Nuancen der Färbung.

Besonders genau beschreibt diese Konkremente, welche auch ich bei allen Haussäugern fand, Ottolenghi. Er sah dieselben bei frischer Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung manchmal ringsum von feinen Fettsäurekristallen umgeben. Sie sind gegen Säuren und Alkalien sehr widerstandsfähig. In reiner SO_4H_2, HCl oder rauchender NHO_3 werden sie zuerst blasser, worauf sie sich auflösen. Mit Lugolscher Lösung färben sie sich zuerst gelb, rot oder braunrot; bei nachfolgender Behandlung mit SO_4H_2 nehmen die gelben Konkremente Pomeranzenfarbe an; die

übrigen werden dunkler mit braunem Kerne. Anilinfarben gegenüber verhalten sie sich wie Amyloidsubstanz und die Corpora amylacea der Prostata. Nur selten zeigen sie aber die spezifische Färbung in ihrer ganzen Dicke. — Ursprünglich liegen die Konkremente in den Alveolen und erreichen hier verschiedene Ausdehnung. Nachträglich können sie aber auch in das interalveoläre Bindegewebe vordringen. — Über die Herkunft der Konkremente spricht sich Ottolenghi nicht aus.

Ich kann die Angaben von Ottolenghi bezüglich der mikroskopischen Bilder bestätigen. Die Bildung der Körperchen bleibt aber unklar.

Die **Rückbildung der Milchdrüse**, auch Involution genannt, tritt, wenn die Tiere nicht gemolken werden, unmittelbar nach dem Absetzen der Jungen ein. Zunächst nimmt dabei die Drüse wieder jene Beschaffenheit an, welche sie zur Zeit der Colostrumbildung hatte. Die Drüsen-

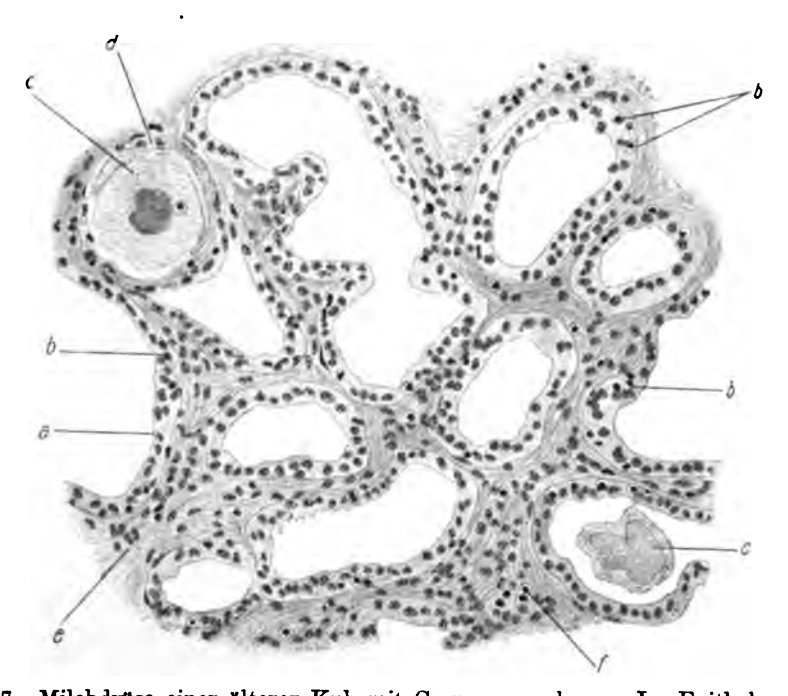


Fig. 197. Milchdrüse einer älteren Kuh mit Corpora amylacea. Im Epithel und dem reichlichen Bindegewebe zahlreiche Leukocyten. In der Umgebung des Corp. amylaceum links oben ist das Epithel degeneriert.

a Epithel. *b*, *b* Leukocyten im Epithel. *c*, *c* Corpora amylacea. *d* Degenerierendes Epithel. *e* Interalveoläres Bindegewebe. *f* Leukocyten im Bindegewebe.

alveolen werden enger und schlanker und das interstitielle Bindegewebe massiger. Das Drüsenepithel geht in die Ruheform über, d. h. die Fetttröpfchen verschwinden mehr und mehr aus ihm, und das während der Tätigkeit streifige oder körnige Protoplasma erscheint nun wieder klarer. Besonders auffallend ist die Vermehrung der Leukocytenmenge sowohl im interstitiellen Bindegewebe als auch im Epithel und in den Drüsenlichtungen.

Welche Aufgabe die Leukocyten nun haben, ist noch nicht sicher festgestellt. Teilweise sind sie jedenfalls, wie die Colostrumkörperchen, bestimmt, noch nachträglich gebildetes Drüsensekret aufzunehmen und in die Lymphbahnen zurückzuführen. Ein Teil derselben zerfällt jedoch, und es ist nicht unmöglich, dafs hierbei Lysine frei werden, welche das Drüsensekret in einen leicht resorbierbaren Zustand überführen.

Jedenfalls kommt es trotz der manchmal noch recht lange anhaltenden Sekretion in einzelnen Teilen scheinbar trocken stehender Drüsen nicht ohne weiteres zu einer Stauung des Sekretes in den Drüsenlichtungen.

Ob auch die vereinzelt abgestofsenen und teils quellenden, teils fettig degenerierenden Epithelzellen die Resorbierbarkeit des Sekretes erhöhen helfen, ist noch genauer festzustellen.

Die **Membrana propria** der Alveolen besteht aus einem strukturlosen Häutchen, welchem nach einwärts flache „Korbzellen" angelagert sind. Die letzteren sind, von der Fläche gesehen, breit, mit grofsem ovalen Kerne; ihre Ausläufer hängen untereinander zusammen. Auf Schnitten

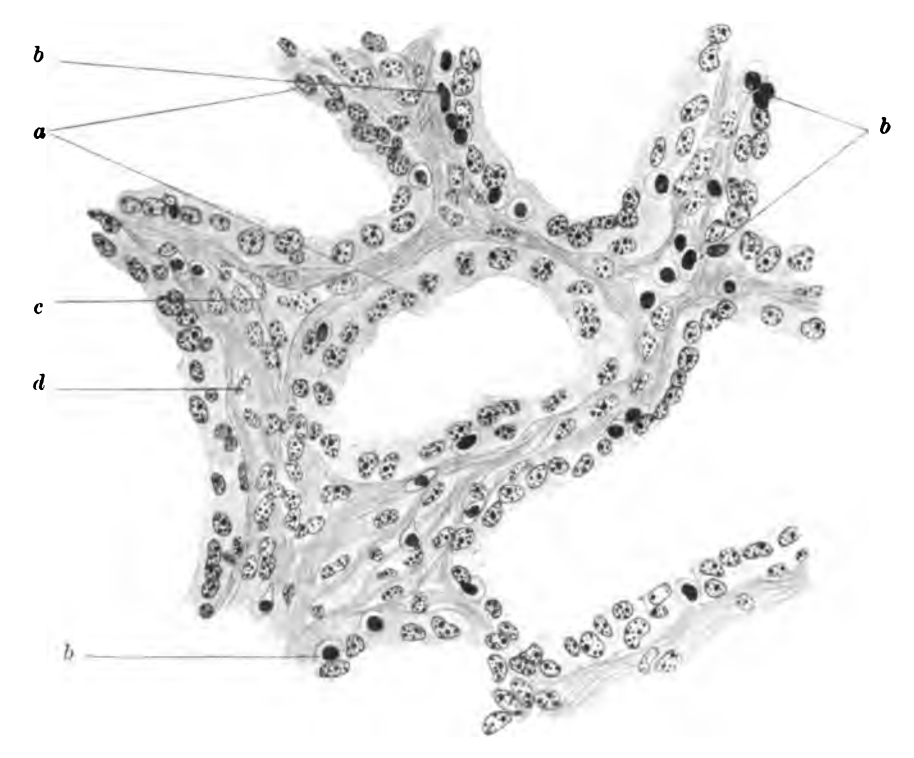


Fig. 198. Milchdrüsengewebe einer älteren Kuh (nicht mehr laktierend). *a* Epithel der Alveolen. *b*, *b*, *b* Leukocyten. *c* Blutkapillare. *d* Interalveoläres Bindegewebe.

erscheinen sowohl die Kerne als auch die Zellen sichelförmig. In den Drüsen ganz junger Tiere fehlt die Membrana propria. Mit dem Alter wird sie als glasheller Saum deutlicher (Kitt).

Manche Autoren halten die „Korbzellen" für kontraktil und sprechen ihnen eine Bedeutung für die Entleerung des Sekretes zu. Ein Beweis für diese Ansicht ist nicht erbracht, ebensowenig aber auch ein Gegenbeweis.

Ich selbst neige zu der Ansicht, dafs sie kontraktiler Natur sind, da sie sich mit der Giesonschen Methode ähnlich färben wie glatte Muskelzellen. Sie bilden im Längsschnitte getroffen, nicht selten einen geschlossenen Ring um die Alveolen. Bei Milchdrüsen ganz junger Tiere sind sie manchmal noch epithelähnlich, so dafs das Epithel dann stellenweise zweischichtig erscheint.

Das **interstitielle Gewebe.** Unmittelbar aufserhalb der Membrana propria liegt das interalveoläre Bindegewebe, welches sich, wie schon

oben angedeutet, nach dem jeweiligen Entwicklungs- und Tätigkeitszustande der Drüse sehr verschieden verhält.

Bei jungen Tieren werden die Alveolen und Endschläuche durch breite Bindegewebswände voneinander geschieden. Noch stärkere Lagen dieses Gewebes finden sich zwischen den Alveolengruppen und um die Gänge herum. Dieselben bestehen wie das interalveoläre Gewebe aus wellig verlaufenden Fibrillenbündeln, zwischen welchen zahlreiche spindelförmige Bindegewebszellen eingestreut sind. Elastische Fasern finden sich spärlicher; sie bilden ein zierliches Netzwerk gröberer Bälkchen und feinster Fäserchen, und es läfst sich an ihrer Anordnung wohl erkennen, wo Gefäfse oder Muskelfaserzüge verlaufen. Stricker wies in dem interstitiellen Gewebe auch Waldeyersche Flügelzellen nach. (Bezüglich der glatten Muskelzellen siehe unten.)

Während der Colostrumbildung und später wieder an ruhenden Drüsenläppchen sowie bei der Rückbildung der Drüse nach der Säugezeit finden sich zahlreiche Leukocyten im interstitiellen Bindegewebe vor. Vereinzelte derselben sind auch während der eigentlichen Säugezeit anzutreffen. Die Leukocyten zeigen z. T. die Eigenschaften der Körner- und Plasmazellen, deren Leib mit Anilinfarben tingierbare Körnchen enthält.

Mit der Vermehrung und Ausdehnung der Drüsenalveolen während der Vorbereitung zur Absonderung, namentlich aber während der letzteren selbst nimmt die Masse des interstitiellen Bindegewebes ganz bedeutend ab. Nur zwischen den Läppchen finden sich dann noch kräftigere Bindegewebszüge, während zwischen den Alveolen äufserst dünne Lagen dieses Gewebes hinziehen. Nicht selten stofsen die benachbarten Epithelwände der Alveolen sogar unmittelbar zusammen, und nur die Blut- und Lymphkapillaren schieben sich zwischen sie ein.

In den gröberen Bindegewebslagen verlaufen da und dort feine Züge von glatten Muskelzellen, und vereinzelte dieser Zellen lassen sich auch in dem interalveolären Bindegewebe nachweisen. Es macht den Eindruck, als ob das Muskelgewebe bei der Stute reichlicher vorhanden wäre als bei den übrigen Haussäugern. Jedenfalls ist dasselbe für die Entleerung des Sekretes von Bedeutung.

Am spärlichsten ist das interstitielle Gewebe während der Tätigkeit der Drüse im Euter der Kuh, der Stute und der Ziege entwickelt; bedeutend reicher daran ist das Schafeuter, bei welchem aufserdem auch nicht unerhebliche Mengen von Fettgewebe eingelagert sind. Ähnlich so verhält sich die Milchdrüse der Fleischfresser und des Schweines, bei welch letzterem das Bindegewebe wohl am reichlichsten unter den Haussäugern vertreten ist.

Aufser dem Entwicklungs- und Tätigkeitszustande der Drüse haben auch die Ernährung und Konstitution eines Tieres Einflufs auf die Beschaffenheit des interstitiellen Gewebes. Bei fetten Tieren, Schweinen, Schafen, alten Hunden, Katzen usw., sind im Bindegewebe der Drüse Fettzellen in mehr oder weniger grofser Menge, teilweise in umfangreichen Gruppen enthalten. Beim sogen. „Fleischeuter" des Rindes findet sich sehr viel Bindegewebe zwischen dem verhältnismäfsig mangelhaft entwickelten Drüsengewebe vor. Zur Absonderung gröfserer Mengen von Milch eignen sich solche Drüsen nicht.

Die Ausführungsgänge.

Aus den sezernierenden Endhohlräumen der Milchdrüse gehen feine Ausführungsgänge hervor, deren Epithel ähnlich beschaffen ist wie dasjenige der Alveolen im Ruhezustande, d. h. es ist einschichtig und pflasterförmig. In den etwas gröfseren Gängen wird das Epithel bald zwei-



schichtig. Seine obere Lage ist fast zylindrisch, während die tiefe aus mehr rundlichen Zellen besteht, welche teilweise zwischen die Basalteile der oberflächlichen Zellen eingezwängt sind. Mit dem gleichen Epithel sind auch die gröfsten Milchgänge und die Zisternen ausgekleidet, in welch letztere die Gänge bei den Ungulaten schliefslich einmünden. Unter dem Epithel liegt die undeutliche Membrana propria, und hierauf folgt eine Lage von fibrillärem Bindegewebe, in welche ein zierliches Netz von elastischen Fasern eingesponnen ist. Aufserdem finden sich hier ziemlich kräftige aber nur vereinzelte Züge von glatten Muskelzellen vor, welche im wesentlichen in der Längsrichtung der Gänge hinziehen: doch sind auch kreisförmig und schief verlaufende Fasern vorhanden. (Die Beschreibung der Milch s. d. Physiologie.)

Die Zitzen.

Die Zitzen der Haussäuger bilden Erhebungen der allgemeinen Decke, welche die Ausführungsgänge der Milchdrüsen enthalten und eine für das Saugen der Jungen zweckmäfsige Gestalt angenommen haben. Ihre Zahl stimmt meist (aber nicht ausnahmslos) mit derjenigen der Einzeldrüsen bezw. der gesonderten Milchdrüsenabteilungen überein. Sie sind beim jungfräulichen weiblichen Tiere noch klein und erreichen ihre volle Ausbildung erst zur Säugezeit. Auch die männlichen Tiere haben Zitzen, denen jedoch nur unvollkommene Drüsen zugehören und welche als rudimentäre Organe anzusehen sind. (Auf die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Zitzen und der Milchdrüse soll hier nicht eingetreten werden, so interessant sie auch ist.)

Zitzen des Rindes.

Die Zahl der vollkommen entwickelten Zitzen des Rindes beträgt vier. Dazu kommen häufig noch Afterzitzen, welche meist kaudal von den Vollzitzen gelegen, beiderseits gleich oder auch ungleich entwickelt sein können. Manchmal ist nur eine Afterzitze vorhanden. Aufser diesen kaudal gelegenen Afterzitzen findet man hin und wieder sog. interkalare Afterzitzen zwischen den Vollzitzen.

Die Gröfse und Gestalt der Zitzen wechselt mit der Rasse, dem Alter, sowie der Säugezeit bezw. Sterilität der Tiere. Ihre mit feinem Integumente versehene Oberfläche ist stark gerunzelt, pigment- und haarlos. Nur an der Zitzenwurzel finden sich spärliche, feine und weiche Härchen. Wo dieselben fehlen, sind weder Talg- noch Schweifsdrüsen nachweisbar. Erst an der Zitzenwurzel treten solche in Erscheinung.

Die Papillen der Zitzencutis sind teils sehr schlank, teils mehr kegelförmig. Die Epidermis besitzt ein starkes Stratum germinativum, ein dünnes Stratum granulosum und eine Hornschicht von 0,03—0,05 mm Dicke. An der Zitzenspitze geht die Epidermis in das Epithel des

Strichkanales über. Dasselbe, ein vielschichtiges Pflasterepithel, ruht auf einem kräftig entwickelten Papillarkörper. Die einzelnen Papillen erweisen sich auf Querschnitten gruppenweise höher und niedriger, und durch das Abwechseln dieser beiden Papillensorten entstehen dem Strichkanal entlang laufende Leisten. Das Epithel füllt die Täler zwischen den Papillen vollkommen aus und besteht aus denselben Schichten wie die Epidermis. Die obersten verhornten Zellagen zeigen deutliche Erschei-

nungen der Abschilferung. Drüsen besitzt die Schleimhaut des Strichkanales nicht.

Der Übergang des Strichkanales in die Zisterne hebt sich beim **Rinde** in Form einer 5–8fach gefalteten Rosette (Faltenkranz) deutlich ab.

Die nach dem Füllungszustande verschieden weite **Zisterne** zeigt vielfache Schleimhautleisten und Vorsprünge, welche sich netzartig miteinander verbinden, so dafs unregelmäfsige Buchten dazwischen entstehen. Ein Papillarkörper fehlt hier. Die zarte Basalmembran trägt ein doppelt geschichtetes Epithel, dessen oberflächliche Zellen nahezu zylindrisch sind, während die tiefe Lage aus mehr rundlichen Zellen besteht. Die Basalteile der Oberflächenzellen sind öfters in lange Fortsätze ausgezogen, deren Enden manchmal fufsförmig verbreitert erscheinen. Zwischen diesen Fortsätzen sind z. T. die tieferen Zellen eingelagert, welche manchmal Übergänge zur Zylindergestalt zeigen. Bei Drüsen, welche noch nie sezerniert haben, ist das Epithel der Zisternenschleimhaut klar oder nur staubförmig getrübt.

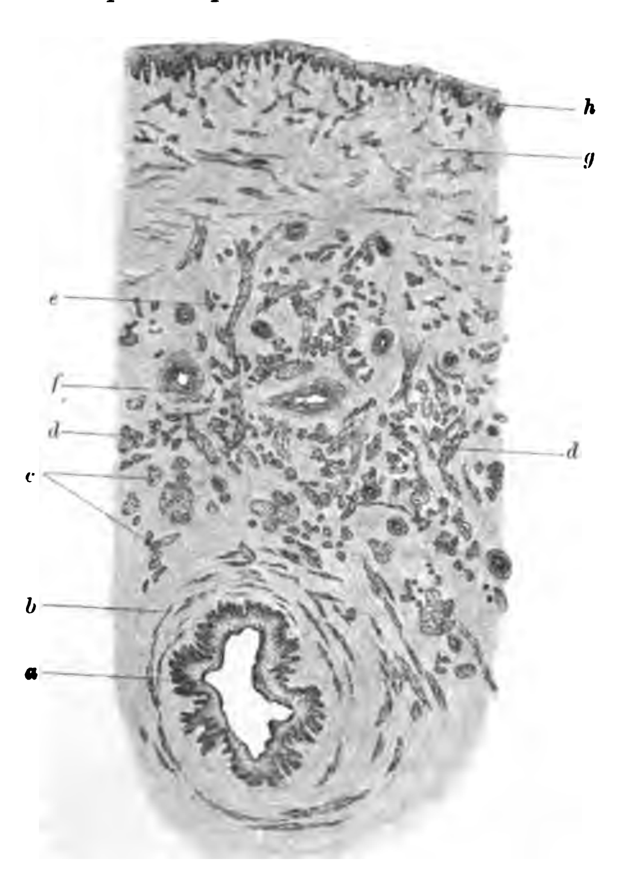


Fig. 199. Zitze der Kuh im Querschnitt.
a Epithel des Strichkanals. *b* Kreismuskulatur desselben. *c* Längsmuskelzüge der Zitze. *d* Schiefe, *e* radiäre Muskelzüge der Zitze. *f* Arterie. *g* Corium. *h* Epithel der allgemeinen Decke.

Die Grundlage der Kuhzitze bildet das zwischen dem Epithel des Strichkanales und der Epidermis gelegene Gemisch von Binde- und Muskelgewebe, in welchem zahlreiche Blut- und Lymphgefäfse verlaufen. Das Bindegewebe ist vorwiegend fibrillärer Natur; seine Züge steigen in die Falten und Papillen der Propria des Strichkanales empor und bilden in der Umgebung des letzteren eine zirkuläre Faserlage. Nach der äufseren Oberfläche der Zitze hin wird der Faserverlauf infolge des Dazwischentretens zahlreicher Gefäfse und Muskelzüge unregelmäfsig.

Zwischen den Fibrillenbündeln finden sich auch zahlreiche **elastische Fasern,** welche teils feinere teils gröbere Netze bilden. Am zierlichsten und dichtesten ist die Maschenbildung derselben unter der Epidermis,

sowie dicht unter dem Epithel des Strichkanales und der Zisterne. Im übrigen läſst sich an der Anordnung des Netzwerkes leicht erkennen, ob an der betreffenden Stelle Bindegewebe liegt, oder ob Muskelzüge oder Blutgefäſse daselbst verlaufen.

Besonders wichtig ist das massenhafte Vorkommen von glattem Muskelgewebe in der Zitze. An der Zitzenspitze treten longitudinale Fasern zwar zahlreich, aber vereinzelt zwischen den Bindegewebszügen auf. Gegen die Zitzenbasis hin bilden die Muskelfasern immer kräftiger werdende Bündel, von denen die dicht unter dem Epithel in den Falten der Strichkanalschleimhaut verlaufenden Längsfaserbündel darstellen. In einiger Entfernung vom Strichkanale liegt eine aus vereinzelten Zügen glatter Muskelzellen hergestellte Kreisfaserlage, der nur wenige Längsfasern beigemischt sind. Noch weiter vom Strichkanal entfernt werden die Faserbündel kräftiger. Der longitudinale Verlauf wiegt vor, doch treten auch zahlreiche schiefe, zirkuläre und auch einzelne radiäre Bündel auf. Ich nenne diese Schicht daher die gemischte Faserlage. Aus ihr gehen gegen die Epidermis hin zahlreiche kräftige Radiärfaserbündel hervor. Es ist somit eine allseitige Kontraktion der Zitze möglich, und die Faltenbildung der Strich- und Zisternenschleimhaut, sowie die Runzelung der allgemeinen Decke sind auf die Wirkung dieser Muskelzüge zurückzuführen.

An die Zisternenschleimhaut schlieſsen vielfach kleine, alveoläre Ausbuchtungen an, welche als rudimentäre, accessorische Milchdrüsenläppchen zu deuten sind. Ihr einschichtiges Epithel besteht meist aus ziemlich groſsen und hohen Pflasterzellen, deren Protoplasma massenhafte, gröſsere oder kleinere Fetttröpfchen enthält, so daſs es oft wie gegittert erscheint. Nicht selten beobachtet man auch Alveolen, deren Zellen infolge der Abgabe des Fettes in die Drüsenlichtung niedrig geworden sind.

Die **Zitzen der männlichen Rinder,** Stierzitzen, zeigen im allgemeinen den Bau der Kuhzitzen, nur sind sämtliche Ausmaſse beträchtlich kleiner. Auch hier ist ein offener Strichkanal mit vielfach geschichtetem Plattenepithel vorhanden, dessen Lagen sich wie bei der Kuh verhalten, und wie dort, so zeigt sich auch beim Stier ein wohlentwickelter Papillarkörper. Die Zisterne besitzt gleichen Bau und dieselben Formen, aber kleiner als bei der Kuh. Kleine Milchgänge münden in sie ein. Die Muskulatur ist auch in der Stierzitze wohlentwickelt. Gegen die Zitzenwurzel hin tritt viel Fett im Bindegewebe auf. Das Drüsengewebe zeigt mitunter das Bild der sezernierenden Drüse der Kuh.

Das **kastrierte** (männliche) Rind nähert sich, was Form und Gröſse seiner Zitzen betrifft, mehr dem weiblichen Typus.

Beim Schafe und bei der Ziege sind die Zitzen ähnlich gebaut wie beim Rinde. Die allgemeine Decke ist manchmal unpigmentiert, andere Male schwarz gefleckt oder ganz schwarz. Das Pigment liegt vorzugsweise im Stratum germinativum. Die Zitzenoberfläche erscheint fein gerunzelt oder durch die hervorragenden Talgdrüsenmündungen höckerig. Die Schafzitze trägt an der Spitze mikroskopisch kleine Härchen, ihr mittlerer und der Wurzelabschnitt sind mit feinen, kurzen, abwärts gerichteten Härchen besetzt. Bei der Ziege und dem Ziegenbocke trägt meist die ganze Zitze lange, seideglänzende Haare. Talg- und Schweiſsdrüsen sind bei Schaf und Ziege an der ganzen Zitzenhaut, namentlich an der Zitzenspitze, mächtig entwickelt. Der Bau des Strichkanales der Zisterne und der Milchgänge stimmt im wesentlichen mit jenem der Rinderzitze überein.

Der Strichkanal ist mit vielfach geschichtetem, oberflächlich verhorntem Pflasterepithel ausgekleidet, welchem ein gut entwickelter Papillarkörper zugrunde liegt. Die schief nach abwärts sehenden Papillen tragen häufig Nebenpapillen. Die stark gefaltete Zisternenschleimhaut ist, wie beim Rinde, mit einer doppelten Epithelschicht belegt. Schon dicht am Strichkanale treten in ihr accessorische Drüsenläppchen auf, welche mit kurzen Ausführungsgängen in die Zisterne münden. Die glatte Muskulatur ist an der Schafzitze weniger kräftig entwickelt als an der Kuhzitze, im allgemeinen aber ähnlich angeordnet. Dem Epithel am nächsten finden sich vereinzelte Züge längs verlaufender Muskelzellen. Hierauf folgen nach auſsen Bündel zirkulär verlaufender Fasern, die sich weiterhin mit längs- und schiefgerichteten Zügen mengen. Ganz nach auſsen treten hiezu noch mehr oder weniger

radiär verlaufende Bündel. Zwischen die Muskelfaserzüge hineingewoben ist reichliches fibrilläres und elastisches Bindegewebe, und etwa in der Mitte zwischen Strichkanal und Integument ziehen sehr kräftige und zahlreiche Blutgefäfse dahin. Gegen die Zisterne hinauf werden sämtliche Arten von Muskelfaserzügen stärker, und die oberflächlichen, radiären Bündel strahlen teilweise zwischen die dort oben mächtig entwickelten Talgdrüsen des Integumentes ein.

Beim Widder, Hammel und Ziegenbocke sind die Zitzen ähnlich gebaut wie beim weiblichen Schafe, nur dafs alle Ausmafse kleiner sind. Das Drüsengewebe ist individuell verschieden entwickelt. Hin und wieder beobachtet man, namentlich beim Ziegenbocke, die Absonderung nicht unbeträchtlicher Mengen von Milch.

Die **Stutenzitze** wird von einem zarten und glatten Integumente überzogen, welches fast immer schwarz pigmentiert erscheint und mit vereinzelten, sehr feinen Härchen besetzt ist. Es wird durch die reichlichen Talgdrüsen stets gut eingefettet und schlüpferig erhalten. Man findet bei der mikroskopischen Untersuchung diese Drüsen über die ganze Zitzenhaut verteilt. Besonders dicht stehen sie um die Mündungen der Strichkanäle. Sie sind hier so kräftig entwickelt, dafs man die Öffnungen ihrer Ausführungsgänge schon mit blofsem Auge sehen kann. Zwei besonders grofse Talgdrüsen sind daselbst symmetrisch gelagert.

Jeder Strichkanal erweitert sich an der Zitzenwurzel, ohne scharfe Grenze zu der mächtigen Zisterne. Manchmal werden drei Strichkanäle und drei Zisternen beobachtet, und entsprechend der Zahl der Zisternen ist auch das Gebiet des absondernden Parenchyms jederseits in zwei bis drei Abschnitte getrennt.

Die in schmale Längsfalten gelegte Wand des Strichkanals besitzt eine dicke Pflasterepithellage mit derselben Schichtung wie bei der Kuh. Sie wird von einem kräftigen Papillarkörper getragen, dessen einzelne Zotten schief nach der Mündung des Kanales gerichtet sind. Die Pigmentierung der Epidermis setzt sich noch eine Strecke weit ins Innere des Strichkanales fort, und man findet vereinzelte Pigmentzellen sogar noch am Übergange des Strichkanalepitheles in das Epithel der Zisterne. Dieser Übergang geschieht so, dafs die neun- bis zehnfach geschichtete Epithellage des Strichkanales durch Abnahme der Schichten niedriger wird. Das Zisternenepithel ist doppelschichtig, und zeichnet sich durch stärkere Färbbarkeit seiner Kerne aus. Es ist bemerkenswert, dafs diese Eigenschaft auch eine Strecke weit im Gebiete des vielfach geschichteten Strichkanalepithels an der oberflächlichsten Zellage beobachtet werden kann. Die Übergangszone vom Strichkanal- zum Zisternenepithel verläuft nicht geradlinig, sondern zeigt starke Windungen. Die Muskulatur der Stutenzitze ist sehr kräftig; namentlich die dem Epithel zunächst befindliche Längsfaserlage zeigt sich sehr stark entwickelt. Hierauf folgt die aus vereinzelten Bündeln bestehende Kreisfaserschicht, und dann die gemischte Faserschicht, welche gegen die Epidermis hin, wie bei der Kuh, viele Radiärfaserbündel enthält. Das fibrilläre und elastische Bindegewebe verhält sich in der Stutenzitze ähnlich wie in jener der Kuh. Auch hier bilden die elastischen Fasern dicht unter dem Epithel zierliche Maschenwerke. Ebenso ist die Anordnung der Blutgefäfse, ähnlich wie dort. — Accessorische Drüsenläppchen finden sich in der Zisternenwand der Stute massenhaft vor.

An den **Zitzen des Schweines** kommen in der Regel nur zwei Zitzenkanäle zur Beobachtung, doch scheint auch die Ein- und Dreizahl öfter vorzukommen. Die Zahl der kleinen Zisternen entspricht jener der Zitzenkanäle.

Der meist unpigmentierte, feingerunzelte Hautüberzug ist in der Regel drüsen- und haarlos. Erst an der Zitzenwurzel kommen Haare mit den beim Schwein überhaupt sehr kleinen Talgdrüsen vor. Der Zitzenkanal besitzt vielfach geschichtetes Pflasterepithel, welches in der Regel auf einem kräftigen Papillarkörper ruht; doch scheint dieser letztere auch fehlen zu können. (An dem engen Zitzenkanale eines Ebers vermifste ich denselben vollkommen.) Gegen die Zitzenwurzel hin wird der Kanal weiter, und seine Wand schlägt sich in immer stärkere und zahlreichere Falten. Gleichzeitig schwindet der Papillarkörper, und das Epithel nimmt nach und nach den Bau des Zisternenepithels an. Dieses letztere besteht, wie bei den anderen Ungulaten, aus einer Basalzellschicht und einer oberflächlichen Lage von Zylinderepithel. Zahlreiche accessorische Drüsen, welche kleine, deutliche Läppchen bilden, münden in die Zisternen ein. Die Muskulatur der Zitze verhält sich individuell sehr verschieden. Ich finde dieselbe das eine Mal aufserordentlich stark, andere Male sehr mäfsig entwickelt. Auch in bezug auf den Verlauf der Faserbündel kommen grofse Verschiedenheiten vor. An der Mündung des Strichkanales finden sich zunächst dem Epithel meist vereinzelte Kreisfaserzüge, an welche sich nach aufsen eine aus verschiedenen Verlaufsrichtungen gemischte Faserlage anschliefst. Die Kreisfasern umziehen teils beide Zitzenkanäle gemeinschaftlich, teils nur je den einen von beiden. Gegen die Zisterne hin treten kräftige Bündel von Längsfasern zwischen dem Epithel und der Kreisfaserlage auf. Die äufsersten Schichten der Muskulatur führen viele starke Radiärfaserbündel. — Das fibrilläre und elastische Binde-



gewebe sowie die Blutgefäſse verhalten sich ähnlich wie beim Rinde. Das elastische Gewebe ist jedoch stärker entwickelt.

Die **Katze** besitzt meist vier Zitzen von stumpfer Kegelform, welche durch die starke Behaarung ihrer Umgegend dem Auge, mit Ausnahme der Säugezeit, entzogen werden. Auf der Zitze selbst sitzen nur mikroskopische Härchen, auſserdem finden sich in der Zitzenwand sehr viele Talgdrüsen und spärliche, meist auf die Zitzenwurzel beschränkte Schweiſsdrüsen. Die Zahl der Zitzenkanäle wechselt. Meist sind fünf derselben nachzuweisen, doch können auch mehr oder weniger vorhanden sein. Sie münden zum Teil auf der Spitze der Zitze, zum Teil um dieselbe herum. Ihr Querschnitt ist meist kreisrund; wenn sie aber dicht zusammenliegen, können sie sich gegenseitig abflachen. Dem mehrschichtigen Plattenepithel liegt kein Papillarkörper zugrunde, es grenzt sich vielmehr in einer platten Kreislinie gegen das Bindegewebe ab. Nach dem Drüsenkörper zu werden die Kanäle etwas weiter. Ihre Wand faltet sich, und mit dem Beginne der Faltenbildung geht das mehrschichtige Pflasterepithel allmählich in das doppelschichtige Zylinderepithel der Milchgänge über. — Zisternenartige Erweiterungen fehlen fast ganz. — Schon an den Zitzenkanälen kommen accessorische Drüsenläppchen vor, welche gegen den Drüsenkörper hin immer zahlreicher werden. Die kreisförmig oder schief um die Zitzenkanäle laufenden Muskelfaserzüge sind zum Teil vereinzelt, zum Teil hängen sie zusammen. Manchmal werden auch mehrere Zitzenkanäle von einer Anzahl von Zügen gemeinschaftlich umfaſst und dadurch eine gruppenweise Zusammenlagerung der Kanäle bedingt. Einzelne Längsfaserzüge begleiten die Kanäle. Auſserdem zweigen radiär zur Haut verlaufende Bündel ab.

Der Bau der **Hundezitze** ist im wesentlichen derselbe wie jener der Katzenzitze. Zitzengänge sind acht- bis zwölffach vorhanden. Nicht selten ist die Zentralzone der Zitze frei von Zitzengängen. Diese zeigen bei säugenden Tieren gegen die Zitzenbasis hin je eine schwache, längliche Erweiterung, welche den Milchsäckchen der menschlichen Brust entspricht. Ein Papillarkörper fehlt den Zitzenkanälen. Das acht- bis zehnfach geschichtete Epithel ist an der Oberfläche verhornt und schilfert sich ab. Jeder Zitzenkanal wird von einer Anzahl zirkulärer Muskelfaserzüge umkreist, die jedoch keine geschlossene Lage bilden. Zwischen den verschiedenen Zitzenkanälen verkehren ebenfalls horinzontale Muskelbündel, und dazu kommen noch massenhafte, longitudinale und schiefe Faserzüge, so daſs eine allseitige Verkleinerung der Zitze möglich ist. Auſser dem fibrillären Bindegewebe besitzt die Hundezitze sehr reichliches elastisches Gewebe, welches dichte, kräftige Netze bildet. Im Papillarkörper der Cutis und unter dem Epithel der Zitzenkanäle sind die Maschen dieses Netzwerkes feiner, aber noch dichter. — Das Integument der Hundezitze ist haar- und drüsenlos.

Blutgefäße, Lymphgefäße und Nerven der Milchdrüse.

Die **Blutgefäſse** sind in der ganzen Milchdrüse reichlich entwickelt. Im absondernden Parenchym bilden dieselben dichte Kapillarmaschen um die Alveolen und Ausführungsgänge, so daſs ein Schnitt durch eine gut injizierte Milchdrüse einem solchen durch die Lunge nicht unähnlich sieht. Die gröberen Arterien und Venen verlaufen in den interlobulären Bindegewebszügen.

Bei der Kuhzitze sind die Arterien hauptsächlich in der mittleren Schicht der Zitzenwand anzutreffen, aber auch in deren Innenschicht verlaufen viele derselben, während sie nach dem Integument hin spärlicher werden. Sowohl in den Papillen der Cutis, wie auch in jenen des Strichkanales finden sich reiche Netze von Kapillarschlingen, ebenso unter dem Epithel der Zisternenwand. Die Venen sind in der unmittelbaren Umgebung des Strichkanales auſserordentlich reich entwickelt und weit; fast ebenso in der mittleren Schicht der Zitzenwand, und man kann sich wohl vorstellen, wie sie hier nach Art eines kompressiblen kavernösen Körpers wirken. Die Wandung der Venen gibt im Gebiete der Zisternen jener der Arterien an Stärke wenig nach.

Die **Lymphgefäſse** sind in der Zitze reich entwickelt. Die meisten derselben verlaufen perivaskulär; gröſsere Stämme finden sich an der

Grenze zwischen der mittleren und äufseren Schicht der Zitzenwand. Sämtliche Lymphgefäfse der Zitze münden in die Hauptstämme, welche subkutan zu den Euterlymphdrüsen ziehen.

Die Lymphgefäfsanfänge im Drüsenparenchym wurden durch Injektion mit Silbernitrat nachgewiesen. Sie liegen perialveolär. Die gröfseren Lymphgefäfse verlaufen im interlobulären Bindegewebe.

An **Nerven** ist die Milchdrüse sehr reich. Die einen folgen dem Verlaufe der Blutgefäfse, während andere davon unabhängig sind. Sie bilden im interlobulären Bindegewebe ein reiches Geflecht, von welchem feine Fasern ausgehen. Dieselben verästeln sich und bilden untereinander ein interalveoläres epilemmales Netz. Von diesem zweigen nach Tricomi-Allegra noch feinere Fasern ab, welche die Membrana propria durchbohren. Unter Feilung und Anastomosenbildung setzen sie ein hypalemmales Netz zusammen. Die Endfasern steigen schliefslich zwischen den Zellen in die Höhe und bilden ein perizelluläres Netz. Ob ein intrazelluläres Netz vorhanden ist (Tricomi-Allegra), erscheint mir fraglich.

Die Gefäfse der Milchdrüse werden von Nerven versorgt, welche ein oberflächliches, grobmaschiges Netz bilden. Auch an den Kapillaren fand Tricomi-Allegra ein Nervennetz.

An den Zitzen sind zahlreiche Nerven vorhanden. Dieselben verlaufen hauptsächlich mit den Gefäfsen und in den inneren Lagen der Zitzenwand. Doch kommen auch in den Aufsenteilen derselben Nervenstämmchen vor. Die feinsten Fäserchen laufen z. T. in freie Endigungen im Epithel aus. Terminalkörper konnten mit Sicherheit nicht festgestellt werden (Riederer).

Literatur. Barfurth, Zur Entwicklung der Milchdrüse Dissert. Bonn 1882. — Basch, Die Innervation der Milchdrüse. Verh. d. Gesellsch. deutscher Naturf. und Ärzte, 75. Versamml. Hamburg 1901. Teil 2, Hälfte 2. — Beneke, Zur Histologie der fötalen Mamma u. d. gutartigen Mammatumoren. Arch. f. Entwicklungsgesch d. Organ. 1902, Bd. 16, H. 3, S. 536—547. — Benda, Das Verhältnis der Milchdrüse zu den Hautdrüsen. Dermatol. Zeitschr. 1893—94, Bd. I, S. 94-110. — Bierich, Untersuch. über d. elast. Gewebe d. Brustdrüse im normalen Zustande u. bei Geschwülsten. Dissert. Königsberg 1900. — G. Bizzozero u. D. Ottolenghi, Histologie der Milchdrüse. Merkel u. Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. IX. Bd. - Bizzozero u. Vassale, Über die Erzeugung u. die physiologische Regeneration der Drüsenzellen. Virchows Archiv 1887, Bd. 110, S. 155—214. — Bresslau, Beitr. z. Entwickl. d. Mammaorgane bei den Beuteltieren. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 1902. — Braquehaye et Remlinger, Mamelle surnuméraire au dessous de l'ombilic chez un homme. Compt. rend. Soc. biol. Sér. 11, t. 1, No. 24, p. 598—599. — Brun, Die Nerven der Milchdrüse während der Laktationsperiode. Sitzungsber. d. k. Akad. in Wien 1900, 109. Bd. — Brush, The mammary gland. Med. Record, New-York 1887, Nr. 12. -- Bucholz, Das Verhalten der Colostrumkörper bei unterlassener Säugung. Dissert. Göttingen 1877. — van Büren, Die Entwicklung der Formbestandteile der Milch. Nederl. Lane Juli, S. 49. — Cecca et Nunzio, Sulla biologia della mamella maschile Clinica moderna Anno 8, 1902, Nr. 49, p. 579—582. — Cecca, Sulla glandola mammaria senile. Bull. Sc. med. Anno 73, 1902, Ser. 8 Vol. 2, Fasc. 12, p. 569-580. — Coen, Beiträge zur normalen u. pathologischen Histologie der Milchdrüse. Zieglers Beitr. z. path. Anat. u. Phys. 1887, 2. Bd., S. 85. — Coine, Sur les lacunes lymphatiques de la glande mammaire. Compt. rend. d. l. Sociéte de Biologie 1874. — Cohn, Zur Morphologie der Milch, Schlufs. Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med. Bd. 162, S. 16, Bd. 2, H. 3, S. 406 442. — Cooper, The Anatomy of the breast. London 1839. — Cutore, Caso rarissimo di mamella sopranumeraria nella donna. Mon. Zool. ital. Anno 14, 1902, Nr. 6, p. 128-132. — Czerny, Über das Colostrum Prag. med. Wochenschr. 1890, 15. Bd., S. 401 u. 416. — Derselbe, Über die Brustdrüsensekretion beim Neugeborenen und über das Verhältnis der sog. Colostrumkörperchen zur Milchsekretion. Festschrift zu Henochs 70. Geburtstage. —

Donné, Du lait, en particulier du lait des nourrices. Paris 1836. Über die mikroskopischen Körperchen im Colostrum. Müll. Arch. 1839, S. 182. — Duclert, Etude histologique de la sécrétion du lait. These Montpellier 1893. — Duval, Du mamelon et son auréole. Paris 1861. — Eggeling, Über ein wichtiges Stadium in der Entwicklung d. menschlichen Milchdrüse. Anat. Anzeig. Bd. 24, Nr. 22, S. 595—605. — Ehrlich, Arch. f. mikr. Anat. 1877, Bd. 13, S. 263. — Frommel, Zur Histologie u. Physiologie der Milchdrüse. Verh. d. deutsch. Ges. f. Gynäk., 4. Kongreſs zu Bonn 1891. Leipzig 1892. — Fürstenberg, Die Milchdrüsen der Kuh. Leipzig 1868. — Gählinger, Les mamelles surnuméraires chez l'homme. L'Echo med. du Nord, Année 8, Nr. 2, p. 15—17. — Gegenbaur, Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw., 7. Bd. — Derselbe, Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Morph. Jahrb. 1875, 1. Bd. — Griffith, A Case of Supernumerary of Breast in the Axilla of an adult male. Med. News 1902, Vol. 82, Nr. 1. — Gutzeit, Die Schwankungen der mittleren Gröſse der Fettkügelchen in der Kuhmilch. Landwirtsch. Jahresber., 24. Bd., S. 539. — Heidenhain, Milchabsonderung. Hermanns Handb. d. Physiol. V. Bd., 1. Tl., S. 374. — Henle, Über die mikroskopischen Bestandteile der Milch. Fror. Not. 1839, Nr. 223. — Jakomski, Über die Milchdrüse des Menschen u. der Tiere. Abhandl. u. Sitzungsber. d. math.-nat. Klasse d. Akad. d. Wiss. zu Krakau 1880, Bd. 7, S. 178—190. — Kadkin, Beitr. z. mikr. Anat d. Milchdrüsen. Dissert. Petersburg 1890. (Russisch.) — Klaatsch, Zur Morphologie d. Säugetierzitzen. Morphol. Jahrb., 9. Bd. S. 253. — Kehrer, Zur Morphologie des Milchkaseins. Arch. f. Gynäk., 2 Bd. — Derselbe, Über die angeblichen Albuminathüllen der Milchkügelchen. Arch. f. Gynäk, 3. Bd. — Kolessnikow, Die Histologie der Milchdrüse der Kuh. Virchows Arch., 70. Bd., S. 531. — Kölliker, Beiträge zur Kenntnis d. Brustdrüse. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. — Kolossow, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien, u. die erhaltenen Resultate. Arch. f. mikr. Anat. 1898, Bd. 52, S. 1—44. — Lacroix, De l'existence de cellules en panier dans l'acinus et les conduits excréteurs de la glande mammaire. Compte rend. de l'acad. d. scienc. de Paris 1894, T. 1 9, p. 748. — Lammerts van Beuren, Onderzoekingen over de Melkbolletjes. Neederl. Lancet, 2. Sér., 4. Jaarg, p. 722. — De Ontwikkeling van de Vormbestandteelen der Melk. Neederl. Lancet 2. Sér., 5. Jaarg., S 1. — Langer, Die Milchdrüse. Strickers Handbuch, S. 617. — Derselbe, Über den Bau u. die Entwicklung der Milchdrüsen. Denkschr. d. Wiener Akad. 1851, Bd. III. — Langhans, Die Lymphgefäſse der Brustdrüse u. ihre Beziehungen zum Krebs. Arch. f. Gynäkol. 8. Bd., S. 181. — Lassueur, Deux cas de glandes mammaires accessoires. Rev. med. de la Suisse Romande 1900, Nr. 8, p. 435—438. — Luschka, Zur Anatomie d. männl. Brustdrüsen. Müll. Arch. 1852, S. 402. — Manol, Über die Körperchen des Colostrum. Arch. f. Anat. u. Physiol. v. J. Müller, 1839; S. 250. — Marcacci, Il musculo aveolocapuzzolare. Giorn. d. R. acad. d. med. di Torino 1883 u. Arch. ital. de Biologie, T. IX, p. 292. — Middendorp, Die Injektion der Mamma. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1887, 4. Bd., S. 51. — Michaelis, Beiträge zur Kenntnis der Milchsekretion. Arch. f. mikr. Anat., 51. Bd., S. 711. — Moleschott, Chem. u. mikr. Notizen über die Milch. Arch. f. phys. Heilk. XI, S. 696. — Mori, Sulle variazione di struttura della ghiandola mammaria durante la sua attività. Lo Sperimentale 1892, p. 444. — Nasse, Über die mikr. Formbestandteile der Milch. Müll. Arch. 1840. — Nissen, Über das Verhalten der Kerne der Milchdrüsenzellen bei der Absonderung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1886, Bd. 26, S. 337—342. — Opitz, Über die Begriffe Milch und Colostrum. Zentralbl. f. d. ges. Med. 1884, S. 514. — Ottolenghi, Contribution à l'histologie de la glande mammaire fonctionnante. Arch. ital. d. Biolog. T. 32, p. 270. — Derselbe, Contributo all' istologia della ghiandola mammaria funzionante. Mem. della reale Acad. d. sc. di Torino 1901, Ser. 2, T. 50, p. 179, u. Arch. f. mikr. Anat., 58. Bd. — Derselbe, I corpusculi del colostro ed i globuli lattei in rapporto alla medicina legale. Giorn. della R. Accad. di Med. di Torino 1889, Nr. 8, p. 1—7. — Derselbe, Contribut all' istologia della ghiandola mammaria funzionante. Arch. ital. Ginecol. Anno 4, 1901, Nr. 5, S. 39—42. — Palazzi, Sopra alcune differenze mikroskopiche fra la secrezione mammaria durante la gravidanza e quelle finito l' allatamento. Annal. di Obstetr. et Ginec. 1894. — Derselbe, Sui leucociti nel latte umano. Riforma medic. 1897, Vol. I Nr. 67, p. 800. — Parker and Buller, The arrangement of the mammary glands in littres of unborn pigs. Obstr. Science N. S., Vol. 11, Nr. 266, p. 168. — Partsch, Über den feineren Bau der Milchdrüse. Dissert. Breslau 1880. — Rauber, Über den Ursprung der Milch. Leipzig 1879. — Derselbe, Über die Absonderung der Milch. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. zu Leipzig 1878, S. 30. — Derselbe, Bemerkungen über den feineren Bau der Milchdrüsen. Schmidts Jahrb. 1879, 182. Bd. — Regaud, Sur les origines des vaisseaux lymphatiques de la mamelle. Compt. rend. de la soc. de Biolog. 1894, Sér. X, T. 1, p. 495, u. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1894, p. 716. — Derselbe, Origines des vaisseaux lymphatiques de la glande mammaire. Bibliogr.

anatom. 1900. p. 261. — Derselbe, Origine des vaisseaux lymphatiques de la glande mammaire. Bibliogr. anatom. T. 8, fasc. 4, p. 261—265. — Reinhardt, Über die Entstehung der Körnchenzellen. Virchows Arch. 1847, Bd. I, S. 52—64. — Riederer, Über den Bau der Papilla mammae des Rindes. Arch. f. wissensch. u. prakt. Tierheilk. 1903, Bd. 29, H. 6, S. 593—625. — Raubitschek, Über die Brustdrüsen menschlicher Neugeborener. Zeitschr. f. Heilk. 1904, Bd. 25, H. 1. Abt. f. path. Anat. S. 16—24. — Rudolphi, Bemerkungen über den Bau der Brüste. Abh. d. Berl. Akad. 1831, S. 337. — Säfftigen, Anatomie des glandes lactifères. Bullet. de l'acad. imp. d. sciences de St. Petersburg 1881, T. 27, p. 78. — Schikele, Beiträge zur Morphologie u. Entwicklung der normalen u. überzähligen Milchdrüsen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. 1, H. 3, S. 507—546. — Schmid, Zur Lehre von der Milchsekretion. Dissert. Würzburg 1877. — Schwalbe, Die Membran der Milchkügelchen. Arch. f. mikr. Anat., 8. Bd., S. 269. — Schober, The mammary and the parotid glands. Journ. Americ. Med. Assoc. Chicago 1900, Vol. 35, p. 215—216. — Simon, Über die Corps granuleux von Donné. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medicin 1839, S. 10. — De Sinéty, Recherches sur les globules du lait. Arch. d. physiol. 1874, p. 479. — Derselbe, Recherches sur la mamelle des nouveau nés. Arch. de la physiol. 1875, p. 291. — Derselbe, Sur le développement et l'histologie comparée de la mamelle. Gaz. med. de Paris 1877, S. 68. — Sorgius, Über die Lymphgefäfse der weibl. Milchdrüse. Dissert. Strafsburg 1880. — Spampani, Sopra la glandula mammaria nella segregasione del latte. Monitore zoolog. ital. 1899. — Steinborn, Ein Fall von Brustdrüse am Oberschenkel. Münchn. med. Wochenschr. Jahrg. 47, Nr. 21, S. 734—735. — Steinhaus, Die Morphologie der Milchabsonderung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1892, Suppl.-Bd., S. 54. — Sticker, Zur Histologie der Milchdrüse. Arch f. mikr. Anat. 54. Bd., S. 1. — Stricker, Über kontraktile Körper in der Milch der Wöchnerin. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien 1866, Bd. 53, II. Abt., S. 352—359. — Stojanov, La polymastie et la polythélie chez l'homme. — Szabó, Die Milchdrüse im Ruhezustande u. während ihrer Tätigkeit. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1896, S. 352. — Talma, Beitrag zur Histogenese der weibl. Brustdrüse. Arch. f. mikr. Anat. 1882, Bd. 20, S. 145. — Tricomi-Allegra, Studio sulla mammella. Atti Accad. Peloritana, Anno 17, Messina, 1901 (57. 8). — Trumau, The colostrum corpuscle of human milk. The Lancet 1888, p. 413. — Van Tussenbroek, Biydrage tot de morphologie van de melkvorming. Onderz. in het Nat. physiol. labor de Utrechtsche Hoogschool 1887, 3. reeks, 10. Bd. — Unger, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Milchdrüse. Anat. Hefte 1897, 8. Bd., 3. H. — Derselbe, Das Colostrum. Virchows Arch. 151. Bd., S. 159. — Winkler, Zur Priorität über die Beobachtung der Milchentstehung aus weifsen Blutkörperchen. Zentralbl. f. Gynäk. 1882, S. 561. — Derselbe, Beitrag zur Histologie der Nervenverteilung in der Mamma. Arch. f. Gynäkol. 1877, Bd. 11, S. 294—303. — Derselbe, Bau der Milchdrüse. Jahresber. d. Ges. f. Nat. u. Heilk. in Dresden, 1874. — Will, Über die Milchabsonderung. Erlangen 1850. — Zacher, Beitrag zur Anatomie und Pathologie der weiblichen Brust. Dissert. S. 24. Leipzig 1869.

IV.

Die Nebennieren.

Von

Dr. Gustav Günther,

Professor in Wien.

1. Allgemeines.

Die Nebennieren (Gland. suprarenales) sind retroperitoneal gelegene, paarige Gebilde, welche von ihrer Nachbarschaft zu den Nieren zwar den Namen, außer entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen jedoch mit den Harnorganen weiter keine Gemeinschaft haben, vielmehr von den einen den Drüsen mit innerer Sekretion, von den anderen den nervösen Zentralorganen zugerechnet werden. Ausführungsgänge fehlen; jede der beiden Nebennieren besitzt als Überzug eine dünne, gleichzeitig aber feste Bindegewebskapsel, welche das Organ allseitig abschließt und sich von demselben nicht ablösen läßt, da überall Kapselfortsätze ins Innere des Organs eindringen. Letzteres läßt auf Durchschnitten schon mit freiem Auge zwei verschiedene Anteile erkennen: die Marksubstanz (Subst. medullaris), welche, den Kern des Organs bildend, eine je nach Füllung ihrer Gefäße grauweiße bis graurote Farbe besitzt und nach außen von einem annähernd gleichmäßig dicken Mantel von Rindensubstanz (Subst. corticalis) überlagert wird, deren Färbung, im allgemeinen dunkler als jene des Markes, von hell- bis dunkelbraun wechselt und auch in jedem einzelnen Falle gegen die Oberfläche zu heller wird. Eine feine radiäre Streifung ist — als Ausdruck eines radiären Baues — an der Rinde bei manchen Tieren (Pferd, Hund, Kaninchen) auch schon für das unbewaffnete Auge erkennbar.

An manchen Stellen fehlt die Rinde; solche „Markaustritte" finden sich insbesondere längs der stärkeren Venen. Anderseits begegnet man nicht selten mitten im Marke Inseln von Rindensubstanz, meist in der Nähe der Nerven, um welche sie gelegentlich förmliche Scheiden bilden.

Accessorische Nebennieren, die mitunter vorkommen und dann zuweilen weitab vom Hauptorgan — bis in das Becken hinein — angetroffen werden, bestehen nur aus Rindensubstanz (Marchand). Dieser auffallende Umstand findet dadurch seine Erklärung, daß Rinden- und Marksubstanz der Nebenniere aus gesonderten Anlagen hervorgehen. Erstere aus einem Blastem, welches in letzter Linie sich wahrscheinlich vom Pleuroperitonealepithel ableitet (Mihalkovics, Rabl, Semon, Weldon u. a.), die

Marksubstanz dagegen aus Zellen, welche von der Anlage sympathischer Ganglien sich abschnüren und in das erstgenannte Blastem hineinwachsen. Bei den Selachiern gehen aus den beiden Anlagen getrennte Organe hervor, die man als Suprarenalkörper und Interrenalkörper bezeichnet. Erstere, von Leydig entdeckt, bilden eine Reihe von 13—20 paarigen, symmetrisch gelegenen Knötchen, welche an sympathische Ganglien angrenzen; der Interrenalkörper, welcher der Rindensubstanz der Säugernebenniere entspricht, bildet hingegen ein median gelegenes Knötchen oder eine gleichfalls median liegende Reihe unpaarer Körner oder Streifen am Caudalende der Nieren. Nur bei den Säugetieren ist die Nebenniere in Mark und Rinde gesondert; die der Vögel, Reptilien und Frösche besteht vorwiegend aus denselben Elementen wie die Rindensubstanz beim Säuger; zwischen sie sind sowohl in den oberflächlichen als auch in den tiefen Schichten die Elemente der Markssubstanz ziemlich regellos eingelagert. Dieselbe Herkunft wie die Markzellen besitzen noch andere Zellen, welche eingestreut in die sympathischen Ganglien zwischen den eigentlichen Nervenzellen derselben sich vorfinden, aufserdem aber, zu gröfseren Komplexen angehäuft, die sogen. Paraganglien bilden, kleine Knötchen in der Umgebung der grofsen Bauchgefäfse und des sympathischen Grenzstranges. Alle diese Zellen, inklusive der Markzellen der Nebenniere, geben mit Chromsäure und deren Salzen eine charakteristische Gelbfärbung und werden unter dem Namen „chromaffines Gewebe" zusammengefafst.

Feinerer Bau. Die Kapsel besteht aus dicht gewebtem, zellreichem, fibrillärem Bindegewebe, in welchem ein bei den meisten Tieren grofser Reichtum an elastischen Fasern ins Auge fällt. Daneben ist das regelmäfsige Vorkommen glatter Muskelfasern (von Fusari zuerst beim Hunde beschrieben) und das gelegentliche Auftreten von Pigment bei den Wiederkäuern erwähnenswert (von Grandry beim Rinde, von Stilling beim Schafe beschrieben, von mir auch bei der Ziege gefunden). Eine lockere Bindegewebsschicht, welche man füglich noch zur Kapsel rechnen kann, verbindet diese mit dem umgebenden Fettgewebe, wird aber bei gut ernährten Tieren in ersteres umgewandelt. Davon abgesehen ist die Kapsel an Stellen, wo sich gröfsere Gefäfse und Nerven in sie einbetten, bedeutend dicker als anderswo. Von der Kapsel aus dringen Fortsätze derselben in radiärer Richtung gegen das Mark vor, welche Fortsätze, um Verwechslungen mit dem eigentlichen Stützgerüste zu vermeiden, im folgenden als Trabekel bezeichnet werden sollen. Sie sind bei den einzelnen Tierarten verschieden entwickelt.

Die elastischen Fasern der Nebenniere, insbesondere jene der Kapsel, lassen sich auf dem Wege der Färbung nur an Gefrierschnitten der frischen Drüse darstellen. Dieses von mir entdeckte Verhalten, das wohl spezifischen Stoffen der Drüse zuzuschreiben ist, erklärt die divergenten und zum Teil falschen Angaben über das elastische Gewebe der Nebennierenkapsel in der Literatur zur Genüge. Die Rinde enthält als auffallendste Bildung dicht nebeneinanderliegende Stränge polygonaler Zellen (radiäre Zellreihen, Rindenstränge, Rindenzylinder, früher fälschlich auch Rindenschläuche, Drüsenschläuche genannt), nach deren besonderem Verhalten sich zwei, bei manchen Tieren jedoch drei Schichten der Rinde unterscheiden lassen. In der äufseren Hälfte der Rinde in gerader Richtung von der Kapsel gegen das Mark ziehend, geben sie durch ihre auf Querschnitten hervortretende palisadenartige Nebeneinanderlagerung dieser Schicht ein charakteristisches Aussehen (Zona fasciculata, Arnold). Unter der Kapsel enden sie abgerundet oder mit kurzem Bogen nachbarlich ineinander übergehend. Manchmal sind die äufseren Enden der Zellstränge in die der Oberfläche parallele Richtung umgebogen und erscheinen dann in Querschnitten leicht als isolierte rundliche Zellhaufen. Bei manchen Tieren (Pferd, Schwein, Fleischfresser) verbreitert sich das äufsere Ende der Zellstränge erheblich dadurch, dafs an Stelle der

sonstigen polygonalen Zellen quer gelagerte hohe Zylinderzellen treten. Hier ist ein bogenförmiger Zusammenhang benachbarter Zellstränge die Regel; diese „Rindenschleifen“ geben infolge ihrer Breite bei den genannten Tieren der äufsersten Rindenschicht ein auffälliges Gepräge und rechtfertigen wohl die Aufstellung eines eigenen Namens für dieselbe (Zona arcuata Günther).

Die gebräuchliche Einteilung der Nebennierenrinde in eine Zona glomerulosa, fasciculata und reticularis stammt von Arnold, welcher derselben das Verhalten der Gefäfse zugrunde legte, was von den Späteren jedoch meist auf die Anordnung der Zellstränge bezogen wurde. Speziell gegen den Namen Zona glomerulosa ist einzuwenden, dafs die von Arnold supponierten Glomeruli gar nicht existieren. Der Ausdruck Zona arcuata soll nur die eigentümlichen Verhältnisse bei Pferd, Schwein und den Fleischfressern bezeichnen, für die übrigen ergibt sich keine Nötigung, die subcapsuläre Schicht mit einem eigenen Namen zu benennen.

In der inneren Hälfte der Rinde wird die palisadenartige Anordnung der Zellstränge dadurch mehr verwischt, dafs dieselben weiter auseinander rücken und sich durch zahlreiche quere und schiefe Anastomosen untereinander verbinden. Durch diese Anastomosen, die übrigens auch schon in der äufseren Rindenhälfte gelegentlich zu finden sind, in der inneren Rindenhälfte durch die Breite der Zwischenräume jedoch viel deutlicher hervortreten, bekommt diese Schicht einen mehr netzartigen Bau (Zona reticularis Arnold).

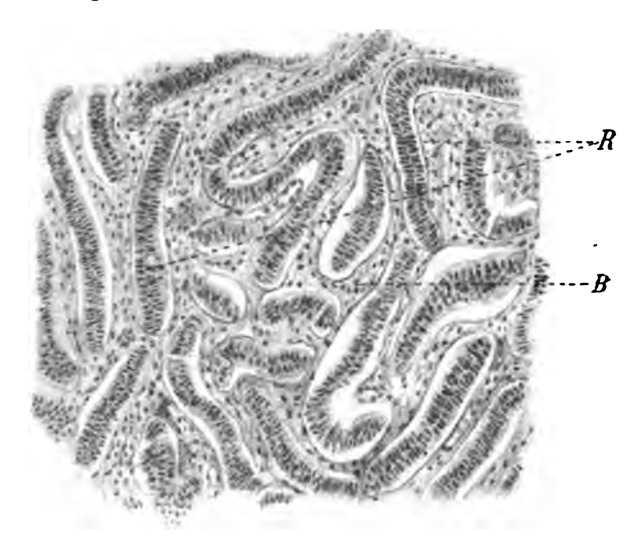


Fig. 200. Tangentialschnitt durch die Zona arcuata der Pferdenebenniere; Formolfixierung. Vergr. 100. *R* Rindenstränge, hier bandartig verbreitert und durch Schrumpfung von den bindegewebigen Wänden abgelöst. *B* Zellreiches Bindegewebe zwischen den Rindensträngen.

Aus der Untersuchung von Schnitten, die parallel der Oberfläche der Rinde angefertigt werden, geht weiter hervor, dafs die Form der Rindenstränge keineswegs überall eine zylindrische ist, wie man aus den Bildern, welche Querschnitte liefern, etwa schliefsen könnte. Man erkennt dann (s. Fig. 200), dafs in der äufseren Hälfte der Rinde die Zellstränge eigentlich die Form schmälerer und breiterer Platten haben, welche Platten mehr oder weniger stark rinnenartig gebogen oder zu Hohlzylindern geschlossen sind und unter der Kapsel einen kuppelförmigen Abschlufs besitzen; der Durchschnitt durch eben diese Kuppel erscheint auf Querschnitten als Rindenschleife, der Durchschnitt durch die Wände der Rinnen oder Zylinder als parallele Balken. Anderseits kann der Querschnitt eines solchen Hohlzylinders, weil sein Binnenraum gewöhnlich ein Kapillargefäfs beherbergt, bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck eines Drüsenschlauches erwecken. Gegen das Mark zu werden die

abgeplatteten Stränge allmählich schmäler und sind in der Zona reticularis tatsächlich rundlich.

Die Rindenzellen liegen in den Zellsträngen in ein- bis zweifacher Reihe nebeneinander; sie sind membranlos und beherbergen neben einem chromatinarmen Kerne mit 1—3 Kernkörperchen in ihrem Protoplasma zahlreiche kleinere und gröfsere Tröpfchen einer fettartigen Substanz, welche in den Zellen der Aufsenzone farblos, in denen der Innenzone durch einen wechselnden Farbstoffgehalt mehr oder weniger stark bräunlich sind. Diese Tröpfchen, welche, wie schon Kölliker hervorhob, den Rindenzellen eine gewisse Ähnlichkeit mit fetterfüllten Leberzellen geben, finden sich schon bei neugeborenen Tieren, und ihr Vorkommen ist daher als etwas durchaus Physiologisches anzusehen. Der Fettgehalt der Zellen nimmt im allgemeinen mit dem Alter des Tieres zu und ist an den Zellen in den mittleren Rindenpartien am gröfsten, wo er dem Protoplasma ein geradezu wabiges Aussehen verleihen kann (Spongiocytes, Guieyesse). Relativ fettarm ist die Rinde der Wiederkäuer, die deshalb auch mehr grau erscheint; beim Pferde und den Fleischfressern ist durch den Reichtum an Fettkörnchen die äufsere Hälfte der Rinde gelblichweifs; indem sich in der inneren Hälfte Zellstränge mit pigmentierten Körnchen dazwischen schieben, bedingen sie die schon früher erwähnte feine radiäre Streifung bei diesen Tieren, welche somit nicht, wie Pfaundler meinte, von stärkerer Ausbildung des Stützgerüstes abhängt. An der Nebenniere des Schweines ist diese Streifung nur angedeutet.

Wie Kayserling und Orgler fanden und ich bestätigen kann, sind die Tröpfchen anisotrop. Sie färben sich mit Osmiumsäure schlechter als das Körperfett, teilen aber mit diesem die Löslichkeit in Äther, Chloroform usw. sowie die Färbbarkeit mit Alkanna, mit Sudan III und Scharlach R, tingieren sich jedoch auch, wie Lubarsch zeigte, nach Russel und nach Weigert. Durch Extraktion der zu Brei zerstofsenen Rinde der Pferdenebenniere mit Äther und Verdampfen des letzteren konnte ich die Substanz der Rindenkörnchen als eine dunkelbraune, ranzig riechende Masse erhalten, welche bei 37,8° C. schmilzt und beim Schütteln mit verdünnter, wässeriger Natriumkarbonatlösung eine beträchtliche Menge freier Fettsäuren an diese abgibt. Der auch durch Kochen mit alkoholischer Kalilauge nicht verseifbare Rest gibt in Chloroform gelöst mit konzentrierter Schwefelsäure eine Rotfärbung (Cholestearinreaktion). Danach ist die Substanz der Rindenkörnchen eine Mischung von Cholestearinfett mit freien Fettsäuren und wahrscheinlich noch eines Lipochromes, dessen Anwesenheit sich leider nicht sicher feststellen liefs.

Das Stützgerüst der Rinde besteht, wenn man von den Trabekeln absieht, aus einem ungemein zarten Reticulum von fibrillärem Bindegewebe, welches in Form von dünnen, manchmal ganz homogen aussehender Membranen die Rindenstränge trennt und umhüllt, aber auch da und dort mit feinsten Fäserchen zwischen die Rindenzellen selbst eindringt. Dieses Gerüst ist von elastischen Fasern völlig frei, steht jedoch mit der Kapsel und ihren Trabekeln, anderseits mit dem Stützgerüste des Markes in ununterbrochenem Zusammenhange.

Der Umstand, dafs sich das Stützgewebe der Nebenniere gegen chemische Reagentien ähnlich verhält wie das der Lymphdrüsen, hat Flint veranlafst, die Substanz desselben als Reticulin zu bezeichnen.

Die **Marksubstanz** besteht der Hauptmasse nach aus Zellen, welche im Gegensatze zu denen der Rinde nur zum Teil längliche Stränge, sonst aber rundliche oder unregelmäfsige Haufen bilden oder die Venen epithelartig einscheiden; alle diese Bildungen scheinen übrigens untereinander zusammenzuhängen. Im übrigen zeigen die **Markzellen** folgendes Ver-

halten: Gröfser als die Rindenzellen, sind sie wie diese membranlos und haben polygonale, noch häufiger aber zylindrische Formen. Ihr Protoplasma ist im Gegensatze zu dem der Rindenzellen feinkörnig und schliefst einen kugeligen oder länglichen, chromatinarmen Kern mit 1—2 Kernkörperchen ein, welcher zentral liegt mit Ausnahme derjenigen Zellen, die epithelartig die Venen umgeben: hier liegt der Kern an dem vom Gefäfse abgewendeten Zellpole. Eine Eigenschaft, welche sie nur mit den übrigen chromaffinen Zellen (siehe oben) und den roten Blutkörperchen teilen, ist die von Henle entdeckte Färbbarkeit der Markzellen in Lösungen von Chromsäure und deren Salzen (Phaeochromreaktion: Zenkersche Flüssigkeit ist zu diesem Zwecke unbrauchbar: Poll, Hoffmann u. a.). Sie gelingt nur an ganz frischen Nebennieren; die Zellen nehmen hierbei einen gelben bis gelbbraunen, manche einen mehr grauen Ton an, der sich weder durch reichliches Auswässern noch durch Behandlung mit Alkohol weiter verändert. Aufserdem ist die starke Färbbarkeit der Markzellen durch Hämatoxylin und andere Farbstoffe, welche sonst nur die Kerne färben, sowie ihre grofse Veränderlichkeit anzuführen. Sie zerfallen und schrumpfen sehr leicht und werden von den meisten Fixiermitteln geradezu ausgelaugt, so dafs nur unscheinbare Reste von ihnen zurückbleiben. Nur bei sorgfältiger Fixierung kleiner und ganz frischer Stückchen des Organes in Osmium- oder Formolgemischen gelingt es, die Markzellen tadellos in Form und Lage zu erhalten. Über die Ganglienzellen, welche zwischen den Markzellen einzeln und in ganzen Gruppen vorkommen und sich von diesen hauptsächlich durch das charakteristische, grofse Kernkörperchen, sowie durch ihre geringe Färbbarkeit unterscheiden, siehe später.

Die Färbbarkeit der Markzellen ist, wie schon Hultgreen und Andersson sowie Grynfellt angaben, an die Anwesenheit feiner Körnchen im Zelleibe gebunden, welche von Alexander und von Carlier zuerst beschrieben wurden und deren Anzahl gewissen Schwankungen unterworfen ist (Giacomini). Diese Körnchen, welche sich auch intravital oder am überlebenden Gewebe mit Neutralrot färben lassen (Mayer bei Amphibien, Kohn bei der Katze), sind wohl als Vorstufen des spezifischen Sekretes der Markzellen aufzufassen, welches von diesen wahrscheinlich unmittelbar in die Blutbahn abgegeben wird. Aus dem Extrakte der Nebennieren stellte Y. Takamine im Jahre 1901 zuerst einen Körper in kristallinischer Form dar, welcher seiner Konstitution nach wahrscheinlich ein Alkaloid von der Formel $C_{10}H_{15}NO_3$ ist und seither unter dem Namen Adrenalin in der Medizin als Haemostatikum verwendet wird. Das Adrenalin wird von den Markzellen gebildet; dafür sprechen nicht nur physiologische Experimente (Kohn und Fuchs), sondern auch eine chemische Reaktion. Eine Lösung von Adrenalin färbt sich nämlich durch Eisenchlorid dunkelgrün: dieselbe Färbung erhält man mit Eisenchlorid an den Mark-, nicht aber an den Rindenzellen. Auch die schon lange bekannte Tatsache, dafs farblose Fixierungsflüssigkeiten, die über Nebennieren stehen, allmählich einen Stich ins Rote bekommen, hängt mit der Anwesenheit von Adrenalin zusammen, da dessen ursprünglich farblose Lösungen an der Luft nach und nach rot und endlich braun werden. Dagegen gibt das Adrenalin mit Chromsäure und Chromaten keinen Farbenwechsel mehr (Günther).

Das **Gerüst der Marksubstanz** besteht neben den Trabekeln als den Trägern der gröfseren Gefäfse und Nerven aus zarten, bald mehr homogenen, bald deutlich faserigen Bindegewebslamellen. Dieselben bilden ein unregelmäfsiges Fachwerk, dessen gröfsere und kleinere, teils rundliche, teils längliche Räume von den Zellnestern ausgefüllt werden. Im Gegensatze zur Rinde ist das Gerüst des Markes reich an elastischem Gewebe, meist in Form feiner Fasernetze (s. Fig. 201), welche oft durch Auflagerung von Körnchen elastischer Substanz wie bereift aussehen, manch-

mal aber auch in Form dünner elastischer Membranen oder gar nur als in das Reticulum eingestreute elastische Körnchen.

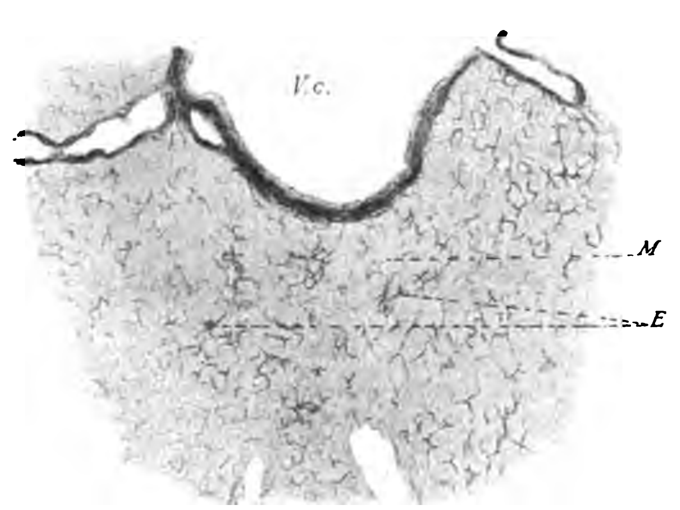


Fig. 201. Querschnitt des Markes der Nebenniere vom Schafe. Gefrierschnitt mit Resorcin-Fuchsin gefärbt. Vergr. 55.
V.c. Vena centralis. *M* Marksubstanz. *E* Elastische Fasernetze derselben.

Die **Blutgefäfse der Nebenniere** wurden von Flint hauptsächlich beim Hunde, von mir bei den übrigen Haussäugern untersucht und verhalten sich überall gleich. (S. Fig. 202.) Die Arterien, welche an die Nebennieren herantreten, bilden schon in der Kapsel einen groben Plexus, von dem aus die ganze Drüse versorgt wird. Die arteriellen Zweige dieses Plexus, welche für die Rinde bestimmt sind, lösen sich noch in der Kapsel in Kapillaren auf. Diese treten zwischen die Zellstränge der Rinde, umspinnen dieselben und nehmen in der Zona reticularis an Weite so beträchtlich zu, dafs man sie hier eigentlich schon als die Anfänge

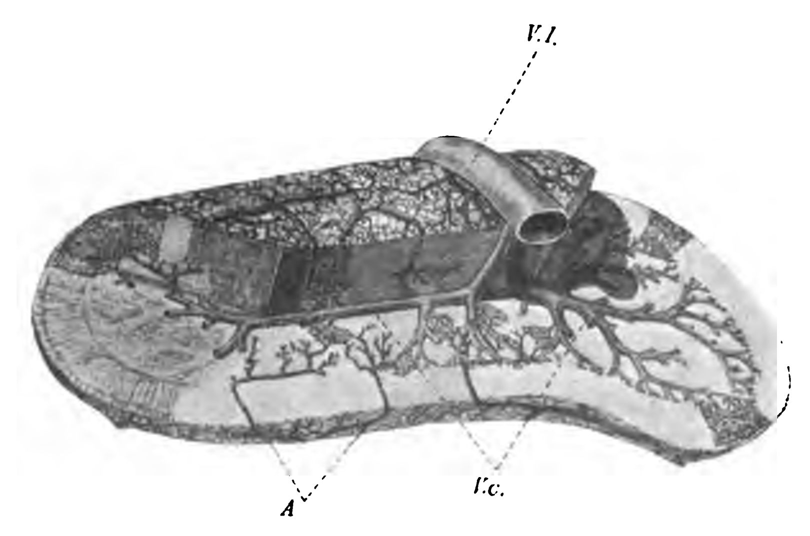


Fig. 202. Verteilung der Blutgefäfse in der Nebenniere des Hundes. (Kopie nach Stilling.)
Arterien dunkel, Venen hell. *V. l.* Vena lumbalis. *A* Arterien des Kapselplexus. *V. c.* Äste der Vena centralis.

von Venen ansehen mufs, welche bald in das Mark übertreten, um dort nach einer nochmaligen Anastomose allmählich zu gröfseren Stämmen zusammenzufliefsen. Aus diesen geht schliefslich die Zentralvene hervor, welche das Organ der ganzen Länge nach durchzieht und am Hilus austritt. Liegt dieser in der Mitte des Organes, so entsteht der dann kurze Stamm der Zentralvene aus dem Zusammenflusse von 2—3 Hauptästen. Aufser der Zentralvene lassen sich gewöhnlich noch kleine, unbedeutende Venenstämmchen auffinden, welche mit der Zentralvene kommunizieren und an verschiedenen Punkten der Oberfläche austreten. Die Arterien des Markes ziehen ohne Anastomosenbildung durch die Rinde bis ins Mark, wo sie sich in ein Kapillarnetz auflösen, welches sein Blut ebenfalls in das System der Zentralvene entleert. Die Venen der Nebennieren sind klappenfrei mit Ausnahme der Kapselvenen, welche nicht zum Gebiete der Zentralvene gehören und meist paarig die kleinen, die Kapsel ernährenden arteriellen Zweige begleiten. Nach L. Felicine zeigen die Rindenzellen besonders innige Beziehungen zu den Blutgefäfsen: nach Einverleibung von Tusch in die arteriellen Bahnen des lebenden Tieres, wobei jede Drucksteigerung vermieden wurde, liefs sich das Vorhandensein kurzer und sehr enger Kanälchen feststellen, welche von den Kapillaren aus eine Strecke weit in den Leib der Rindenzellen vordringen. Die Kapillarwand wird nach Felicine nur z. T. von discontinuierlichen Endothelzellen, z. T. aber von den Rindenzellen selbst gebildet. Auch Ciaccio hat mit Hilfe der Golgimethode das Vorhandensein von peri- und intrazellularen Sekretkapillaren konstatieren können, die mit den Blutkapillaren in offener Verbindung stehen.

Die **Lymphgefäfse** hat Stilling beim Pferde und Rinde näher studiert. Nach ihm besteht zunächst ein Netz gröfserer Gefäfse in der Kapsel. Hier sind die Lymphgefäfse viel zahlreicher als die Blutgefäfse, welche in zierlichen Geflechten von ersteren umsponnen werden. Ein zweites Netz liegt im Bindegewebsgerüste der oberflächlichen Rindenschicht. Es besteht aus gröberen und feineren Gefäfsen, von welchen die erstgenannten in den Trabekeln, die feineren jedoch im Reticulum ihre Lage haben. Dieses Netz besitzt weit regelmäfsigere Maschen als das Kapselnetz, mit welchem es durch zahlreiche aufsteigende Äste verbunden ist. Von diesem Rindennetze werden die Zellstränge an ihrer Oberfläche umsponnen; mitunter kommt jedoch ein Lymphgefäfs in die Achse eines Zellstranges zu liegen, wodurch eine gewisse Ähnlichkeit mit Drüsenschläuchen hervorgerufen wird. In der Innenhälfte der Rinde finden sich nur in den Trabekeln gröfsere und kleinere Lymphgefäfse vor, welche die begleitenden Blutgefäfse oft un das Zwei- bis Dreifache an Kaliber übertreffen und eine direkte Verbindung zwischen Mark und Peripherie herzustellen scheinen. Die kleineren unter ihnen entsenden kurze, spitze Ausläufe ins Parenchym, welche als die wahren Anfänge der Lymphbahnen in der Zona reticularis anzusehen sind. Aufserdem liegen noch an der Grenze zwischen Mark und Rinde Lymphgefäfse, welche parallel der Oberfläche ziehend, mit jenen des Markes zusammenhängen. Letztere sind ungemein zahlreich. Aufser kapillaren Zweigen, welche scheinbar nur in den zentralen Partien des Markes vorkommen, wo sie

den Zellen unmittelbar anliegen, finden sich Lymphgefäfse — meist in der Doppelzahl — als Begleiter der Arterien und Nerven, während die Venen von förmlichen Lymphgefäfsnetzen umsponnen werden. Dieses Netz besitzt an der Vena centralis zwei Schichten, eine tiefe aus feineren und eine oberflächliche aus gröberen Gefäfsen bestehend, aus welchen meist schliefslich zwei Stämme hervorgehen, die mit der Zentralvene das Organ am Hilus verlassen. Auch aus dem Kapselnetz entspringt eine Anzahl gröfserer Stämmchen; sie ziehen zu kleinen, noch im Fettpolster der Nebennieren gelegenen Lymphknoten, welche bei den Wiederkäuern pigmentiert sind. Bisweilen finden sich sowohl in der Rinde als auch im Marke Anhäufungen von lymphoidem Gewebe vor, welche die Gröfse eines Stecknadelkopfes jedoch nicht überschreiten. Über ihr Verhältnis zu den Lymphgefäfsen konnte Stilling nichts Sicheres ermitteln.

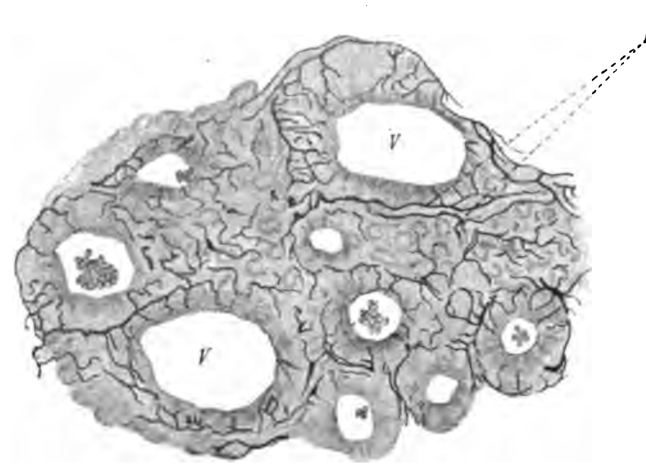


Fig. 203. **Nerven der Marksubstanz der Nebenniere des Hundes. Vergr. ca. 200. Golgipräparat. (Kopie nach Dogiel.) *V* Venen. *N* Terminale Nervenfasern.**

Die **Nerven** der Nebenniere zeigen nach den Untersuchungen Dogiels, mit denen meine eigenen, allerdings dürftigen Resultate gut übereinstimmen, folgendes Verhalten (s. Fig. 203): zu den Nebennieren zieht eine verhältnismäfsig grofse Zahl kleinerer und gröfserer Nervenstämmchen, welche der Hauptsache nach marklose, daneben aber auch immer eine wechselnde Anzahl markhaltiger Nervenfasern führen. Ein Teil dieser Nerven bildet schon in der Kapsel ein engmaschiges Geflecht, welches in den tiefsten Schichten derselben zu suchen ist. Aus dem Kapselplexus stammen die Nerven für die Kapselgefäfse. Aufserdem zweigen aus ihm eine Menge feiner Ästchen und Fäden ab, welche in radiärer Richtung zwischen den Zellsäulen der Rinde bis zur Zona reticularis vordringen. Auf diesem Wege entspringen von ihnen zahlreiche, oft sich wiederholt teilende Seitenfäden. Letztere umspinnen die Zellstränge an ihrer Oberfläche, dringen jedoch nicht wie bei anderen Drüsen zwischen die Zellen selbst ein. In den mittleren Rindenpartien sind die Nerven spärlich und nur schwer zu färben. Am reichsten an Nerven unter den Rindenschichten ist die Zona reticularis, die ihre Nerven vorzugsweise aus den fürs Mark bestimmten Stämmchen erhält. Diese eben genannten Stämmchen dringen ebenfalls in radiärer Richtung ins Innere vor, nicht ohne — zum Teil wenigstens — eine Strecke weit in der Kapsel parallel der Oberfläche zu verlaufen. An der Grenze der Zona reticularis zerfallen die dünneren unter ihnen in einige einzelne Ästchen, während

die dickeren, welche nicht selten bis zur Zona reticularis in Trabekel sich einlagern, nur zwei bis drei Seitenästchen abgeben. Alle diese Ästchen und Stämmchen durchdringen die Zona reticularis in radiärer Richtung und gehen schliefslich in das Geflecht des Markes über. Vorher aber geben sie in querer Richtung zahlreiche Seitenzweigchen von verschiedener Dicke ab, welche sowohl um die Zellbalken als auch um die Kapillargefäfse der Zona reticularis ein dichtes Flechtwerk bilden. Auch hier dringt keines der Endfäserchen zwischen die Zellen selbst ein.

Die Hauptmasse der eintretenden Nerven endet jedoch im Marke. Sobald sie dasselbe erreicht haben, zerfallen sie in einzelne Ästchen, welche sich zwischen den Zellen und den Venen hindurchwinden und auf diesem Wege zahlreiche feine Zweigchen abgeben. Letztere bilden ein das ganze Mark durchsetzendes dichtes Geflecht mit unregelmäfsigen Maschen, von denen jede meist mehrere Zellgruppen einschliefst. Aus diesem gröberen Geflechte geht ein feineres hervor, das jede einzelne Zellgruppe an ihrer Oberfläche umspinnt; aus diesem endlich entspringen die Terminalfäden, welche zwischen die Zellen der Gruppe eindringen und sich verschiedentlich windend und sich mit anderen Fäden vereinend das Endnetz bilden, das in seinen Maschen die einzelnen Zellen einschliefst. Auch die Zellscheide der Markvenen wird an ihrer Oberfläche von einem dichten Geflechte feiner Nervenfasern umsponnen. Von diesem gehen feinste variköse Fäserchen aus, welche zwischen den einzelnen Zellen bis zur Venenwand vordringen, um nicht selten von da aus aufs neue sich nach aufsen zu wenden und so die ganze Zelle zu umgreifen. Dadurch kommt auch bei dieser Zellform stellenweise ein geschlossenes Netz um die Zellen zustande.

An allen Nervenfasern des Markes, von den dicken bis zu den feinsten, finden sich Verdickungen, welche nur zum Teil den Charakter der gewöhnlichen Varikositäten haben, zum Teil aber (an den Fasern der einzelnen Zellen und einzelnen Zellgruppen) spindelförmige oder vieleckige, ziemlich grofse und dicke Blättchen bilden, von deren Ecken variköse Fäserchen nach verschiedenen Richtungen abgehen. Diese Plättchen bieten ein ganz charakteristisches Bild dar, und finden sich insbesondere beim Meerschweinchen und der Ratte, während beim Hunde und der Katze die Anschwellungen mehr dem gewöhnlichen varikösen Aussehen sich nähern.

Die **Nervenzellen** haben sympathischen Typus und sind entweder einzeln anzutreffen, oder sie liegen in kleineren oder gröfseren Gruppen beisammen, wobei sie sich gewöhnlich an den Weg halten, den die Nerven nehmen. Vereinzelte Ganglienzellen finden sich manchmal schon an den Nerven der Zona reticularis und selbst fasciculata. Sonst trifft man die Ganglienzellen nur im Marke an, und zwar bei den einzelnen Tierarten in verschiedener Menge. Durch zahlreiche und grofse Gruppen von Nervenzellen zeichnet sich das Meerschweinchen aus, während sie beim Hunde und der Katze seltener und nur in kleineren Gruppen, am seltensten bei der Ratte vorkommen. Bei den drei erstgenannten lassen sich zwei Zelltypen, kleine und grofse multipolare Zellen, unterscheiden. Die Zellen des kleinen Typus sind rund oder oval und besitzen mehrere (3—4 selbst mehr) Dendriten und einen Neuriten; in seltenen Fällen ist auch nur ein

einziger Dendrit vorhanden. Die Dendriten teilen sich wiederholt in eine grofse Anzahl feiner Ästchen, welche an die grofsen Ganglienzellen herantreten und auf der Oberfläche derselben ein dichtes, unter der Kapsel der letzteren gelegenes Perizellularnetz bilden. Der Neurit dieser Zellen tritt in das Markgeflecht oder in ein Nervenstämmchen ein, und läfst sich in diesem oft eine beträchtliche Strecke weit verfolgen. Die Zellen des anderen Typus sind oft zwei- bis dreimal gröfser, haben ebenfalls eine kugelige oder ovale Form und färben sich sowohl nach der Golgischen als auch nach der Ehrlichschen Methode nur schwer. Ihre Fortsätze färben sich noch schwieriger, und daher läfst sich bis jetzt nichts Bestimmtes über dieselben aussagen.

2. Spezielles.

Beim Pferde besitzt die Kapsel drei Schichten von ungefähr gleicher Breite, von denen die äufsere aus groben Bindegewebs- und elastischen Fasern besteht, die mittlere fast nur aus elastischen Fasernetzen, die innere dagegen aus einem feinen Bindegewebsfilz gebildet wird, in welchem zahlreiche feine elastische Fasern vorkommen. Züge glatter Muskelfasern lassen sich sowohl in der Innenschicht der Kapsel als auch in den Trabekeln, welch letztere übrigens nicht sehr zahlreich vorhanden sind, ohne Schwierigkeit (besonders leicht nach Sublimatfixierung) nachweisen. Bemerkenswert ist die Tatsache, dafs in den Trabekeln die elastischen Fasern völlig fehlen. In der Rinde ist vor allem die schöne Ausbildung der Zona arcuata hervorzuheben, die das auffallendste Merkmal der Pferdenebenniere bildet. Die Zylinderzellen, welche hier vorkommen, sind häufig auf einer oder auf beiden Seiten in einen geraden, fadenförmigen Fortsatz ausgezogen. Dieser reicht bis an die Wand des Bindegewebsfaches, in welchem die Zellen liegen, und endet hier abgerundet, häufig aber — wie dies aus Isolierpräparaten hervorgeht — auch aufgefasert oder zu einer kleinen Fufsplatte verbreitert. Die Zylinderzellen der Zona arcuata enthalten nur kleine Fetttröpfchen, so klein, dafs sie auch in dem fadenförmigen Anhange der Zellen Platz haben, die polygonalen Zellen der Zona fasciculata hingegen sind mit gröfseren Fettropfen geradezu vollgepfropft; in der Zona reticularis werden die Tröpfchen wieder kleiner und rarer. In der Marksubstanz finde ich mit Dostoiewsky den Reichtum an Ganglienzellen geringer als Koelliker, welcher angibt, dafs auf jedem gröfseren Flächenschnitte des Markes 5—10 Ganglienzellen anzutreffen sind. An der Grenze von Mark und Rinde ist das elastische Gewebe zu einer Art Grenzschicht verdichtet.

Beim Rinde ist die Kapsel dicker als beim Pferde und wie bei diesem an elastischen Fasern sehr reich; von einzelnen Schichten kann hier jedoch nur insofern gesprochen werden, als die Fasern gegen die Rinde zu immer feiner werden. Glatte Muskelfasern finden sich seltener als beim Pferde; die Trabekel sind zahlreich und enthalten viele elastische Fasern. In den Rindenzellen sind die Fetttröpfchen spärlich und klein. Im Marke sind die Ganglienzellen zahlreicher als beim Pferde und bilden

zum Teil Ganglien von beträchtlicher Gröfse. Auffallend ist ferner der relative Reichtum des Markes an markhaltigen Nervenfasern, welche sich

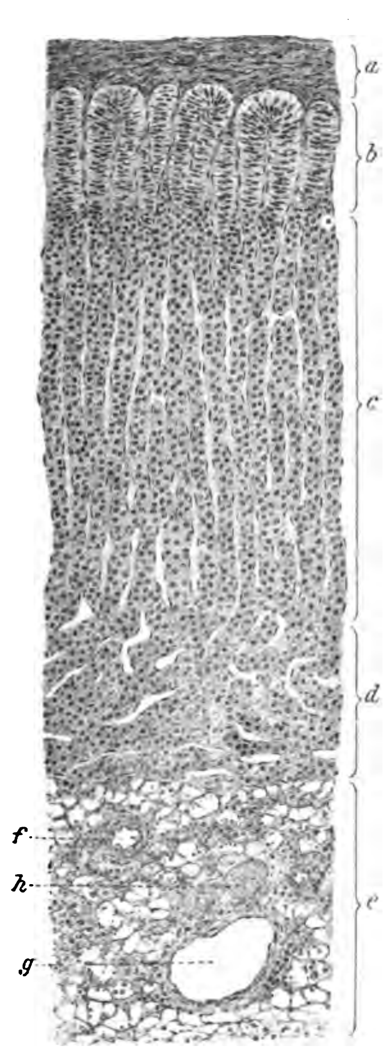


Fig. 204. Querschnitt durch die Nebenniere eines Tieres mit ausgebildeter Zon. arcuata. Durch Verkürzung der einzelnen Rindenzonen halb schematisch.
a Kapsel. *b* Zona arcuata. *c* Zona fasciculata. *d* Zona reticularis. *e* Marksubstanz. *f* Arterie. *g* Vene. *h* Nerv.

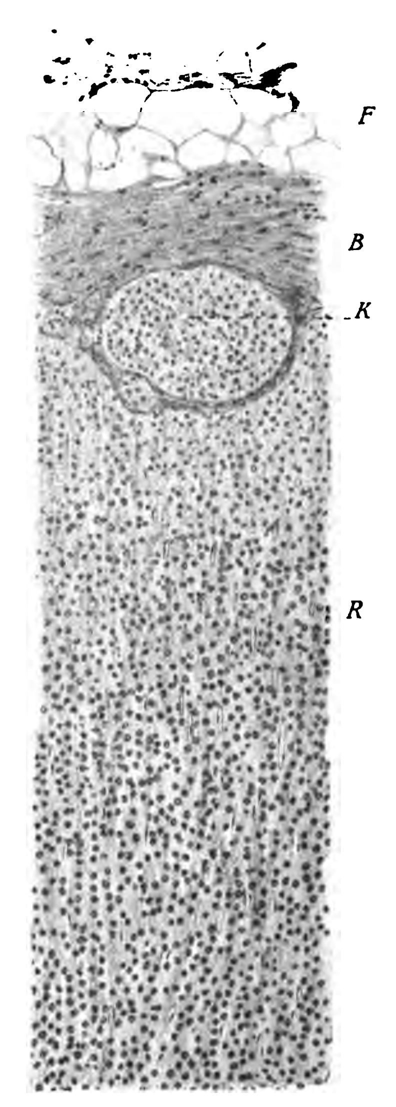


Fig. 205. Querschnitt der Nebennierenrinde der Ziege. Formolfixierung. Vergr. 100.
F Fettkapsel der Nebenniere. *B* Bindegewebskapsel. *R* Rindenstränge nach innen (gegen das Mark) zu deutlich palisadenartig angeordnet. *K* Abgekapselte Partie der Rinde.

an nach Weigert gefärbten Schnitten bis in die Wand der gröfseren Venen verfolgen lassen.

Bei den kleinen Wiederkäuern sind die Verhältnisse ähnlich wie beim Rinde; beim Schafe ist die Kapsel relativ stark, bei der Ziege (s. Fig. 205) findet man häufig in der oberflächlichsten Rindenschicht annähernd kugelige Partien derselben von Fortsätzen der Kapsel ganz umschlossen und so von der übrigen Rinde abgetrennt. Das Schaf scheint nur zylindrische Markzellen zu besitzen.

Auch beim Schweine ist die Kapsel von ansehnlicher Dicke. In der äufseren Schicht derselben sind dem Bindegewebe viele starke, elastische Fasern beigemengt; in der inneren Schicht sind sie fein und spärlich. Feine elastische Fasern finden sich auch im Reticulum der äufsersten und innersten Rindenzone und ebenso in den übrigen nicht zahlreichen Trabekeln. Die Zellen der Rindensubstanz sind fettarm wie bei den Wiederkäuern, jedoch ist eine deutliche Zona arcuata mit kurz zylindrischen Zellen vorhanden. Die Zona reticularis ist schmal. Im Mark, dessen Zellen wahrscheinlich alle zylindrisch sind, kommen grofse Ganglien vor.

Beim Hunde ist die Kapsel dünn und beherbergt namentlich in ihrer inneren Schicht zahlreiche elastische Fasern; letzteres gilt auch von den Trabekeln, welche in grofser Zahl vorhanden sind; die meisten sind jedoch schmal und reichen nur bis zur Zona fasciculata. Die spärlichen starken Trabekel verbinden sich mitunter in der Nähe des Markes zu einem groben Balkenwerke, welches die innere Hälfte der Zona reticularis einnimmt. In der Rinde sind die Zylinderzellen der Zona arcuata höher als beim Schweine; sie und die Zellen der Zona fasciculata sind reich an Fettröpfchen. Im Marke habe ich wie Flint nur spärlich Ganglienzellen gefunden.

Bei der Katze ist die Kapsel noch dünner und zarter als beim Hunde, die Trabekel sind spärlich; die Grenze der Zona fasciculata und reticularis wird meist durch eine Verdichtung des Reticulums bezeichnet, was namentlich an nach van Gieson oder mit Kongo gefärbten Schnitten hervortritt. Die Zellen der Zona fasciculata enthalten Fettropfen, so grofs wie bei keinem der vorgenannten Tiere. Im Marke sind die Ganglienzellen ebenfalls spärlich.

Die Tabelle S. 263 soll über die wichtigsten Mafsverhältnisse Aufschlufs geben.

Literatur. Aichel, Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 56. — Derselbe, Anatom. Anzeiger Bd. 17. — C. Alexander, Zieglers Beiträge z. path. Anat. u. Phys. Bd. 11. — J. Arnold, Virchows Archiv. Bd. 35. — Arren, Essai sur les caps. surrenal. Paris 1894, Thèse. — Bergmann, Dissertation. Göttingen 1839. — A. von Brunn, Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 8. - Derselbe, Göttinger Nachrichten 1873. — P. Canalis, Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 4. — E. Carlier, Anat. Anzeiger. Bd. 8. — C. Ciaccio, Anatom. Anzeiger, Bd. 22. — Creighton, Journ. of Anat. and Phys. Bd. 13. — V. Diamare, Anat. Anzeiger. Bd. 15. — A. Dogiel, Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1894 — A. Dostoiewsky, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 27. - J. Eberth, Strickers Handb. d. Lehre v. d. Geweben. — A. Ecker, Wagners Handw. d. Physiol. Bd. 4. — L. Felicine, Anat. Anzeiger, Bd. 22. — Dieselbe, Archiv f. mikr. Anat. Bd. 63. — Flesch, Zeitschrift f. wissensch. Mikrosk. Bd. 2. — J. M. Flint, Anat. Anzeiger. Bd. 16. — Derselbe, Johns Hopkins Hospital-Reports. Bd. 9. — H. Frey, Todds Cyclop. of Anat. 1849. — F. Fuhrmann, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 78. — R. Fusari, Arch. p. l. sc. me-

	Pferd	Rind	Schaf	Ziege	Schwein	Hund	Katze
Länge des frischen Organes in cm	8—9	4—6	2,5—3	2,2—2,5	5—8	schwankt innerhalb weiter Grenzen	1,2—1,5
Breite des frischen Organes in cm	4—5	3—3,5	1,4—1,8	1,3—1,4	1,3—2		0,5—0,6
Dicke des frischen Organes in cm	1,5—1,7	2—2,2	0,8—0,9	0,8—0,9	0,5—0,6		0,3—0,4
Dicke der Kapsel in μ im Mittel	200—450 280	200—560 245	180—310 200	70—100 80	120-300 240	95—130 120	50—120 60
Trabekelbreite bis μ	120	130	80—100	120	120	120	100
Trabekeldistanz in μ	unregelmäſsig	600—850	240-500	240—250	unregelmäſsig	250—400	250—350
Breite der Zona arcuat. in μ	240—360	fehlt			120—180	180—240	60—120
Breite der Zona fascic. in μ	600—1400	1600—2000	700—1000	900—1000	1500—1600	350-850	300—420
Breite der Zona reticul. in μ	600—1200	2000—2400	600—850	900—1000	120—300	480—600	600—1200
Höhe der Zylinderzellen der Zon. arcuata in μ	40—65	fehlen			20—26	25—46	18—22,5
Längen- und Breitendurchmesser ihrer Kerne in μ	8—11 2,5—5				6 4,5—5	6—8 2,5—5	5—6
Durchmesser der Zellen d. Zon. fascicul. in μ	16—24	13—18	12—16	11—16	13—15	13—20	18—21
deren Kerne in μ	7—8	6—8	6—8	6—8	5—6	6—8	5
Durchmesser der Zellen d. Zon. reticularis in μ	10—12	10—13	10—15	10—14	8—9	10—14	8—14
deren Kerne in μ	5—7	6—7	6—8	6—8	4—5	4—6	5—6
Höhe der zylindrischen Markzellen in μ	20—33	27—30	20 27	18—21	25—33	20-27	16—19
Länge und Breite ihrer Kerne in μ	8 5	9—10 5—6	6—10 5	7—8 6	6—8 5	6—9 5—6	8 5
Durchmesser der polyg. Markzellen in μ	12—14	13	scheinen zu fehlen	13—16	scheinen zu fehlen	13—16	10—13
deren Kerne in μ	4—5	6—7		6—7		5—6	6—7
Durchm. d. Kapillaren d. äuſseren Rindenschicht in μ	6—9	4—5	5—6	5—6	5—8	4—6	5—6
mittleren Rindenschicht in μ	6—9	6—8	7—9	6—10	6—9	6—9	6—9
inneren Rindenschicht in μ	9—13	9—10	10—18	13—17	10—13	9—13	8—12

diche. Bd. 5. — Derselbe, Arch. ital. de biol. Bd. 16. — Giacomini, Arch. ital. de biolog. Bd. 29. — M. Gottschau, Arch. f. Anat. u. Phys. 1883. — M. Grandry, Journ. de l'Anatomie et de la Phys. Bd. 3. — E. Grynfellt, Bulletin scient. de la France et de la Belgique. Bd. 38. — J. Guarnieri et J. Magini, Arch. ital. de biol. Bd. 10. — Guieyesse, Journ. de l'Anat. et de la Phys. Bd. 37. — Hallion et Laignel Lavastine, C. R. Soc. biol. Paris. T. 55. — J. Henle, Zeitschr. f. rat. Medizin. Bd. 24. — Derselbe, Syst. Anat. Bd. 2. — C. Hoffmann, Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 48. — F. Holm, Wiener Sitzungsbericht. Bd. 53. Abt. 1. — Hultgren u. Andersson, Skand. Arch. f. Phys. Bd. 9. — J. Janosik, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 22. — G. Joeston, Archiv f. phys. Heilkunde. 1864. — Kaiserling und Orgler, Virchows Arch. Bd. 167. — A. Kohn, Prager med. Wochenschrift. 1898. — Derselbe, Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 12. — A. v. Koelliker, Verh. d. Ges. D. Naturf. u. Ärzte. Wien 1894. — Koelliker-Ebner, Handb. der Gewebelehre. 1899. — Leydig, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852. — Derselbe, Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1853. — Lubarsch, Virchows Archiv. Bd. 135. — P. Manasse, Virchows Archiv. Bd. 135. — F. Marchand, Virchows Archiv. Bd. 92. — S. Mayer, Sitzungsbericht der Akademie der Wissensch. Wien. Bd. 66. Abt. 3. — G. v. Mihalkovics, Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist. Bd. 2. — K. Mitsukuri, Quart. Journ. of mikrosk. Science. Bd. 22. — A. Moers, Virchows Arch. Bd. 29. — A. Mühlmann, Virchows Archiv. Bd. 146. — Nagel, Dissert. Berlin 1838. — A. Pettit, Journ. de l'Anatomie et de la Phys. Bd. 32. — M. Pfaundler, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 101. Abt. 3. — Pfortner, Zeitschr. f. rat. Medizin. Bd. 35. — Plečnik, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 60. — H. Poll, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 54. — H. Rabl, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 38. — H. Räuber, Dissert. Berlin 1881. — R. Semon, Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. 26. — Szymonovicz, Arch. f. ges. Phys. Bd. 64. — H. Stilling, Virchows Archiv. Bd. 109. — Derselbe, Virchows Archiv. Bd. 118. — Y. Takamine, Americ. Journ. of Phys. 1901. — R. Virchow, Virchows Archiv. Bd. 12. — W. Weldon, Quart. Journ. of mikrosk. Science. Bd. 25. — B. Werner, Dissert. Dorpat 1857. — J. Wiesel, Anat. Hefte. Bd. 16.

Die **Nebenniere der Vögel** ist ebenfalls paarig; ihre Kapsel, welche wegen ihrer Dünne die lichte, fast gelbweifse Farbe des Parenchyms hindurchschimmern läfst, beherbergt nur spärliche, ganz feine elastische Fäserchen. Stärkere Kapselfortsätze, den Trabekeln der Säuger entsprechend, sind selten; Bindegewebsblätter dagegen, welche das Organ in Läppchen teilen würden, existieren nicht (contra H. Rabl). Das Innere der Nebenniere ist vielmehr ganz gleichmäfsig von einem zarten Bindegewebsgerüste durchsetzt, dem elastische Fasern — im Gegensatze zu den Verhältnissen bei den Säugern — vollständig mangeln. Dieses Bindegewebsgerüst zeigt bald das Aussehen homogener Häutchen, bald sind es dünne Lagen zarter Fibrillenbündel, die — ebenso wie die Häutchen — sich allenthalben zwischen die Zellstränge des Parenchyms einschieben. Letztere sind zweifacher Art: die einen bestehen aus Zellen, welche den Rindenzellen der Säuger entsprechen (Hauptstränge, H. Rabl); die anderen enthalten Zellen vom Charakter der Markzellen (Zwischenstränge, H. Rabl). Beide Arten von Zellsträngen liegen regellos durcheinander; durch dieses Verhalten, welches in der Eigenart der Entwicklung begründet ist (siehe das eingangs über die Entwicklung der Nebenniere überhaupt Gesagte), läfst sich die Nebenniere der Vögel sehr leicht von der der Säuger unterscheiden. Die Hauptstränge sind zum Teil gerade gestreckt, meist aber in der mannigfachsten Weise hin und her gebogen und durch Anastomosen untereinander verbunden und somit ähnlich angeordnet wie die Rindenstränge der Säuger in der Zona reticularis; indes findet man in den oberflächlichen Partien des Organes die Hauptstränge auch mehr oder weniger deutlicher radiär gelagert. Die Zellen der Hauptstränge sind polyedrisch und liegen in zwei- bis dreifacher Reihe in einem Hauptstrange nebeneinander; oder sie sind zylindrisch und in diesem Falle wie die Zylinderzellen in der Zona arcuata der Säuger mit ihrem Längsdurchmesser quer auf die Richtung des Stranges, jedoch in zwei Reihen nebeneinander, eingestellt. Dadurch werden die Zellstränge Drüsenschläuchen ähn-

lich, doch scheinen die Lumina, die man bisweilen findet, keine Bedeutung zu besitzen. Im übrigen verhalten sich die Zellen der Hauptstränge wie die Rindenzellen bei den Säugern. Wie diese schliefsen sie Fettröpfchen in verschiedener Gröfse und Zahl ein, doch ist im allgemeinen der Reichtum hieran kein grofser und durchaus nicht von der speziellen Lage der Zellen abhängig, so zwar, dafs nicht nur bei Zellen benachbarter Stränge, sondern auch bei denen ein und desselben Stranges der Fettgehalt bedeutende Unterschiede aufweist. Das Fett in den Zellen ist mit dem des Körpers nicht ident (H. Rabl); Pigmenteinschlüsse kommen daneben in der Regel nicht vor. Die Zellkerne sind kugelig oder länglich, bei jungen Tieren findet man häufig Mitosen. Die Zwischenstränge bilden stets die Minderzahl. Zwischen den Hauptsträngen gelegen und so gezwungen, deren Verlaufe zu folgen, hängen sie wie diese meist netzförmig untereinander zusammen. Daneben findet man aber auch kurze, isolierte Stränge und Zellinseln, welch letztere oft nur aus wenigen Zellen bestehen. Die Auffindung solcher kleiner Herde wird sehr durch den Umstand erleichtert, dafs die Zellen der Zwischenstränge ebenso wie die Markzellen der Säuger sich in Chromaten bräunen und auch mit Kernfarbstoffen leicht in toto färben lassen. Die chromaffine Substanz tritt hier ebenfalls in Form feiner, im Zelleibe gleichmäfsig verteilter Körnchen auf (contra H. Rabl). Die Zellen selbst sind gröfser als die der Hauptstränge, meist rundlich-eckig, und finden sich in den Strängen in ein- bis dreifacher Reihe der Breite nach nebeneinander. Ihr in der Regel kugeliger Kern ist chromatinarm. Mit Blutgefäfsen ist die Nebenniere der Vögel wie die der Säuger reichlichst versehen. Die Arterien münden sehr bald nach ihrem Durchtritte durch die Kapsel in ein dichtes Netz sehr weiter Kapillaren. Aus letzteren gehen Venen hervor, deren Wand aufser vom Endothel nur von einer dünnen Bindegewebsschicht gebildet wird. Dieselben wenden sich in verschiedenen Richtungen nach aufsen, ohne vorher zur Bildung einer Zentralvene zusammenzutreten.

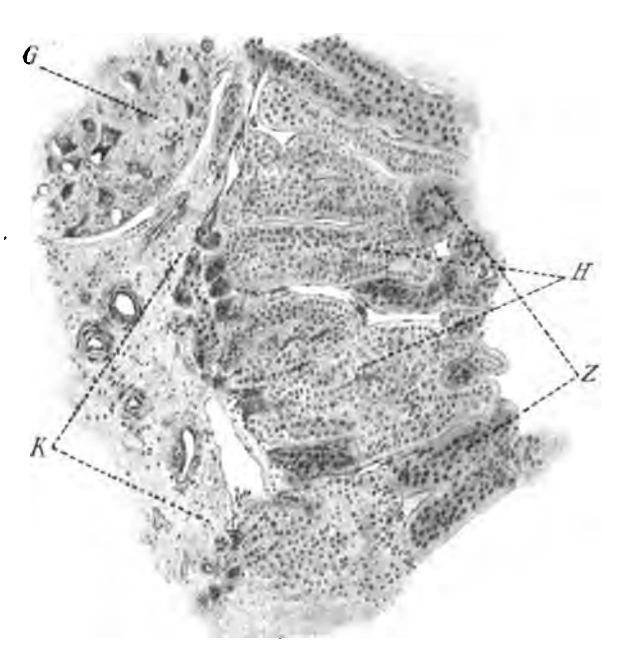


Fig. 206. Aus einem Schnitte durch die Nebenniere der Taube. Fixiert in Müllerscher Flüssigkeit. Vergr. 95.
K Kapsel. *H* Hauptstränge. *Z* Zwischenstränge. *G* Ganglion.

Über das Verhalten der Lymphgefäfse und der Nerven läfst sich zurzeit noch wenig sagen. An gewöhnlichen Präparaten sieht man, dafs häufig marklose Nerven die Achse von Zwischensträngen bilden. Ganglienzellen sind im Innern des Organes selten, doch hat schon H. Rabl auf das Vorkommen eigentümlicher Zellen in den oberflächlichen Partien der Nebenniere hingewiesen, welche ein Mittelding zwischen echten Ganglienzellen und den Zellen der Zwischenstränge vorstellen. Ihr Protoplasma färbt sich nämlich in Chromaten bräunlich,

während ihr Kern dem der Ganglienzellen gleicht (bläschenförmig mit grofsem Nucleolus). Echte chromaffine Zellen finden sich übrigens auch im Bindegewebe der Umgebung der Nebenniere, ebenso in einem grofsen Ganglion, welches dem Organe an seiner medialen Seite anliegt.

Beim Huhn sind die Zellen der Hauptstränge polyedrisch und haben einen Durchmesser von 10—15 μ*), die Zwischenstränge sind in zahlreiche Zellnester aufgelöst, deren gleichfalls rundlich-eckige Zellen eine Gröfse von 15 bis 20 μ besitzen.

Die Taube (s. Fig. 206) hat deutlich radiär angeordnete Hauptstränge, aus hohen Zylinderzellen gebildet, die bei einer Länge von 15—20 μ 4—5 μ breit sind; die Zwischenstränge bestehen aus gleichfalls zylindrischen Zellen, deren Länge zwischen 24—28 μ und deren Breite von 7—8 μ schwankt; die Kerne derselben liegen an dem der Blutbahn abgewendeten Zellende. Die Hauptstränge führen in der Regel ein bräunliches Pigment; die peripher gelegenen besitzen bisweilen ein Lumen.

In der Nebenniere der Gans sind die Zellen der Hauptstränge teils zylindrisch (20—30 μ lang), teils polyedrisch (mit einem Durchmesser von 15 bis 20 μ); letztere Zellform ist oft mit Fettröpfchen ganz vollgepfropft. Die Zellen der Zwischenstränge sind gleichfalls polyedrisch und 10—12 μ grofs.

Bei der Ente haben die Zellen der Hauptstränge 12—15 μ im Durchmesser und sind rundlich-eckig; dieselbe Gröfse und Form besitzen auch die Zellen der sehr zahlreich vorhandenen Zwischenstränge.

---

*) Sämtliche Zahlen beziehen sich auf Messungen an Schnitten.



V.

Die Milz (Splen, Lien).

Von

Dr. Koloman Tellyesniczky,

Dozent in Budapest.

Die Bedeutung und die Funktion der Milz im Organismus ist nicht so augenscheinlich wie die anderer Organe, da die Produkte ihrer Funktion nicht in einen besonderen Ausführgang gelangen, sondern mit dem Blutstrome, durch die Vena lienalis, mit dem Blute vermischt in den Besitz des Organismus übergehen.

Sowohl in bezug auf ihre Struktur als auch auf ihre Funktion steht die Milz den Lymphdrüsen am nächsten; trotzdem werden die Lymphwege ganz in den Hintergrund gedrängt; nach den Ansichten vieler sogar besitzt die Pulpa keine eigenen Lymphgefäfse. Daher umgibt das Wesen der Milz eine gewisse Mystizität, die der Umstand noch berechtigter zu machen scheint, dafs auch ihre histologische Struktur zu den widersprechendsten Kontroversen Anlafs bot. Wir werden jedoch sehen, dafs die Zweifel zum gröfsten Teil aufgehoben werden können, und dafs wir heutzutage sowohl in bezug auf die Struktur als auch auf die aus dieser Struktur sich ergebenden Funktion der Milz positive Kenntnisse besitzen.

Die Milz ist ein Blutorgan, keine Drüse, da sie keinen Ausführgang besitzt, und da unter ihren Bestandteilen das Epithel nicht vorkommt. Einige Autoren brachten zwar wenigstens die Entwicklung der Milz mit Epithelien in Zusammenhang. Man behauptete vom Epithel des Peritoneums, des Pankreas und des Entodermas, dafs sie an der Entwicklung Anteil hätten. In Wahrheit aber ist das ganze Organ, abgesehen von dem dasselbe bedeckenden peritonealen Epithel von bindegewebiger Herkunft, was neuerdings durch Tonkoffs Untersuchungen näher bewiesen wurde.

Tonkoff bewies nämlich, dafs an der Stelle, wo im Mesogastrium die ersten Spuren der Milz erscheinen, vom peritonealen Epithel zwar Einstülpungen vorkommen, diese jedoch nicht zur Entwicklung der Milz dienen. Solche Epitheleinstülpungen kommen nämlich im Peritoneum auch an vielen anderen Stellen vor, gestalten sich aber überall einfach zu embryonalem Bindegewebe um. Die Milz differenziert sich auch nicht aus diesen Einstülpungen, sondern nur aus dem embryonalen Bindegewebe. Tonkoffs Untersuchungen schliefsen die Epithelabstammung der Milz auch in der Richtung aus, dafs sie mit dem Pankreas dorsale oder mit dem Epithel des Entoderma im Zusammenhang stünde. Die Milz ist daher ein Organ von par excellence bindegewebiger Herkunft, in dessen Wandung später, ähnlich wie in der Darmwand, oft eine ansehnliche Menge glatter Muskelfasern sich entwickelt. So besteht denn auch die ausgebildete Milz aufser den glatten Muskelfasern und dem

peritonealen Epithel nur aus Bindegewebselementen. Es soll gleich bemerkt werden, daſs das gewöhnliche faserige Bindegewebe am schwächsten vertreten ist, da das feine Gerüst des ganzen Organes aus adenoidem Bindegewebe besteht.

An der Milz unterscheiden wir (s. Fig. 207) eine Kapsel (Capsula lienis) und deren zweierlei Fortsetzungen: erstens die Milzbalken (Trabeculae lienis), welche an der ganzen inneren Oberfläche der Kapsel entspringen, und zweitens die Blutgefäſsscheiden (Vaginae vasorum), welche, die am Hilus der Milz eintretenden Gebilde umschlieſsend, ins Innere des Organes gelangen, wo dann beide das sog. grobe Gerüst der Milz bilden. In den Gefäſsscheiden verlaufen die groſsen Gefäſse, die

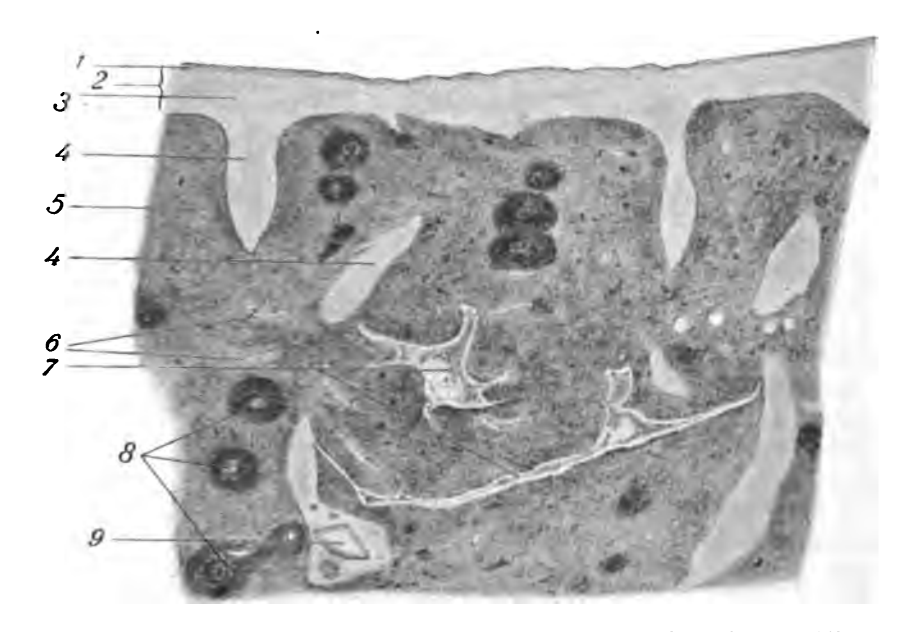


Fig. 207. Rindermilz. (8fache Lupenvergr.) *1* Serosa. *2* Capsula. *3* Albuginea. *4* Trabeculum. *5* Pulpa. *6* Kleine, *7* groſse Pulpavenen. *8* Lymphknötchen. *9* Arterie mit Nerven ohne begleitende Vene in der kapsularen Scheide. — Die Venen zeigen schon bei dieser Vergröſserung erkennbaren Inhalt, was von der groſsen Menge der gefärbten Leukocytenkerne herrührt. Der fast ausschlieſslich aus kernlosen, farbigen Blutzellen bestehende Inhalt der Arterie ist bei dieser Vergröſserung nicht erkennbar.

Zweige der sich schon im Hilus teilenden Arteria und Vena lienalis, und die Nerven der Milz. Zwischen den Balken befindet sich der wesentlichste Teil der Milz: die Pulpa (Pulpa lienis), auf deren rotbrauner Grundlage weiſsliche Körperchen, die Lymphknötchen der Milz, Noduli lymphatici lienales (Malpighii), erscheinen.

In der Struktur der Milz ist das von den Trabekeln gebildete, mit bloſsem Auge sichtbare, grobe Gerüst vom feinen mikroskopischen Gerüstsystem zu unterscheiden. Zuerst werden wir das grobe Gerüst beschreiben, dann die Verhältnisse der Gefäſse und des mit den Gefäſsen in engem Zusammenhang stehenden feineren Gerüstes.

Hüllen und Balken. Die Oberfläche des Organes (s. Fig. 208) bedeckt peritoneales Epithel, unter welchem sich eine dünne Schicht faserigen Bindegewebes befindet: beide zusammen bilden die Tunica serosa, die der Serosa des Darmes entspricht. Unter der Serosa befindet sich

in der Regel die glatte Muskelzellen enthaltende Tunica albuginea, die der Muscularis des Darmes entspricht. Die Serosa ist mit der Albuginea gewöhnlich so innig verwachsen, dafs bei der Ablösung der Milzkapsel beide zusammen sich von der Pulpa abtrennen; nur bei den Wiederkäuern ist der Zusammenhang beider etwas loser.

Die **Serosa** besteht aus faserigem Bindegewebe, aber schon in ihrem tiefergelegenen Teile treten glatte Muskelzellen und elastische Fasern auf, die dann in der Albuginea die bindegewebigen Fasern ganz verdrängen. In der Serosa verlaufen die Blutgefäfse und Nerven der Kapsel; in ihr befinden sich auch viele Lymphgefäfse und stellenweise mehr oder weniger Fettgewebe.

Im tieferen, dickeren Teile der Kapsel, in der **Albuginea,** ist das Bindegewebe ganz verdrängt, und seine Stelle nehmen glatte Muskelzellen

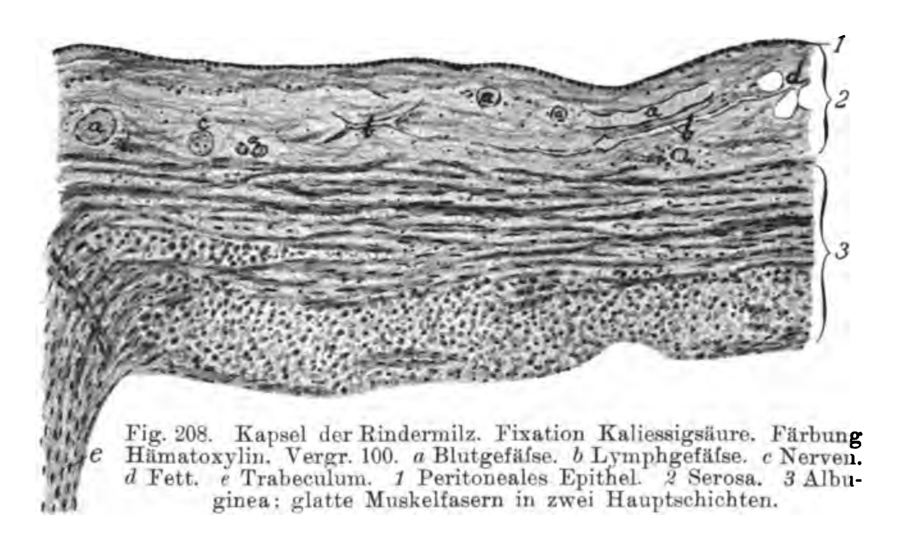


Fig. 208. Kapsel der Rindermilz. Fixation Kaliessigsäure. Färbung Hämatoxylin. Vergr. 100. *a* Blutgefäfse. *b* Lymphgefäfse. *c* Nerven. *d* Fett. *e* Trabeculum. *1* Peritoneales Epithel. *2* Serosa. *3* Albuginea: glatte Muskelfasern in zwei Hauptschichten.

und elastische Fasern ein (s. Fig. 209), welche miteinander ziemlich gleichmäfsig vermischt erscheinen. Die glatten Muskelfasern erscheinen auch hier, wie in der Darmwand, hauptsächlich in zwei aufeinander vertikal verlaufenden Schichten. Doch ist diese Einrichtung nicht so regelmäfsig, denn in den zwei Hauptschichten finden wir verstreut kleinere Bündel, die auch eine andere Richtung haben können. Mit den Muskelfasern parallel verlaufen auch die elastischen Fasern von verschiedener Dicke, die auch den für die elastischen Fasern charakteristischen gewundenen Verlauf zeigen.

Die an der Innenfläche der Kapsel entspringenden Balken (Trabeculae lienis) sind direkte Fortsetzungen der Muskelschichte, und so bestehen die Trabekeln, ebenso wie die Albuginea, nur aus Bündeln glatter Muskelzellen und elastischer Fasern (s. Fig. 208 *e* und 209 *3*); auch ihre Struktur stimmt mit der der Kapsel vollkommen überein. Die Dicke der Trabekeln schwankt zwischen 1 und 1,5 mm; ihr Durchschnitt ist oft kreisförmig, kann jedoch auch oval oder abgeflacht erscheinen; die Trabekeln stehen meistens miteinander, gleichsam Knotenpunkte bildend,

in Zusammenhang. Auf diese Weise bilden die Balken ein Gerüst, dessen Inneres die Pulpa ausfüllt.

Dieses grobe Balkengerüst ist vom sehr feinen mikroskopischen Gerüst der Pulpa gut zu unterscheiden, da die Elemente dieser zwei Gerüste sich miteinander nicht vermischen. Bei einigen Tieren aber, wie z. B. beim Rind, Schaf und Schwein, trennen sich von den groben Balken auch mikroskopisch feine Trabekeln, bald auch viele isolierte Muskelfasern, die dann in der Pulpa ein mikroskopisches Muskelnetz bilden (s. Fig. 211 *a*). Dieses Muskelnetz bildet gleichsam einen Übergang vom mit blofsem Auge sichtbaren Balkennetz zum feinen adenoiden Bindegewebsgerüst. Das aus isolierten glatten Muskelfasern bestehende Netz ist aber noch immer viel gröber als das adenoide. An der Bildung dieses Muskelnetzes beteiligen sich die anderen Bestandteile der Balken, die elastischen Fasern, nicht. Wenigstens kann man in der Pulpa auch bei den gelungensten Färbungen, wo die elastischen Fasern der Kapsel und der Balken am deutlichsten sichtbar sind, nicht einmal die Spuren elastischer Elemente sehen.

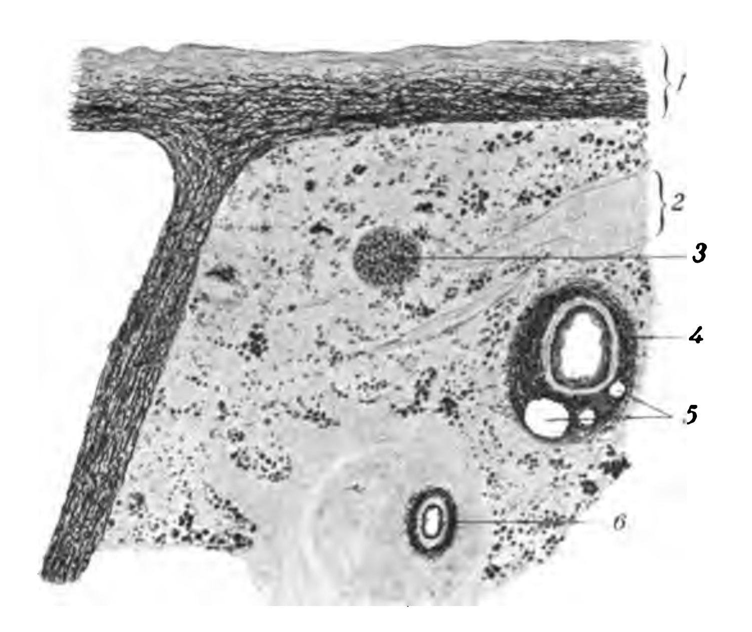


Fig. 209. Elastische Fasern (Resorcin-Fuchsin-Färbung) und Pigmentschollen in der Schafmilz. Fix. 80 % Alkohol, 2 % Eisessig. Vergr. 100. Elastische Fasern der Kapseln, Trabekeln, Arterien und Arterienscheiden schwarz gefärbt, alles andere ungefärbt. In der Pulpa sind die dichtgelagerten Haufen der Pigmentschollen und Pigmentkörner sichtbar.

1 Kapsula. *2* Pulpavene. *3* Querschnitt eines Trabeculum. *4* Kapsularscheide mit Arterien und *5* Nerven. *6* Arterie in einem Lymphknoten.

Gefäfse und Gefäfsscheiden. Die Arteria lienalis tritt in mehrere (beim Hunde und bei der Katze in 30, beim Menschen in 4—10) Äste geteilt in den Milzhilus. Diese Äste umgibt die Kapsel der Milz, eigentlich die Muskelschicht, die Albuginea, und dringt mit den **Arterien** ins Innere des Organes, wo sie als sog. Gefäfsscheide dieselben eine Strecke begleitet (s. Fig. 207 *9* u. 209 *4*), ein Verhalten, dessen Ebenbild auch in der Leber zu finden ist, wo die bindegewebige Kapsel ebenfalls in Begleitung der Gefäfse ins Innere des Organes gelangt. In der Milz sind aber diese Gefäfsscheiden entsprechend der dickeren Kapsel auch von bedeutenderer Dicke; ihre Struktur entspricht ganz derjenigen der Kapsel und der Balken, d. h. auch sie bestehen ausschliefslich aus glatten Muskel-

zellen und aus elastischen Fasern. In diesen kapsularen Scheiden kann man die gröfseren Arterien, Venen und die Nerven eine kurze Strecke beisammen finden. Diese aus der Kapsel stammenden Gefäfsscheiden begleiten jedoch die Gefäfse nicht während ihres ganzen Verlaufes, sondern nur die Anfangsteile der gröfseren Gefäfse. Mit der baumförmigen Verzweigung und dem Kleinerwerden der Gefäfse hören diese Scheiden auf, und an ihre Stelle treten andere, für die Milz sehr charakteristische Einrichtungen.

Die eigentümliche Einrichtung des Milzgefäfssystems kündigt sich aber auch schon im Verhalten der gröfseren Gefäfse an. Während die Arterien auch in der kapsularen Scheide ihre Selbständigkeit bewahren, d. h. zwischen der Arterie und der kapsularen Scheide ist immer eine Adventitia vorhanden, so dafs die Arterien auch innerhalb der Scheiden eine gewisse freie Beweglichkeit besitzen, verlieren die gröfseren Venen sofort ihre Selbständigkeit. Die Venen besitzen in den kapsularen Scheiden keine eigenen Wandungen, und ihre Endothelschichte wächst mit den Balken unmittelbar so zusammen, dafs sie in den Balken nur als weite Spalten erscheinen, welche die mit ihnen verlaufenden Arterien oft halbmondförmig umschlingen.

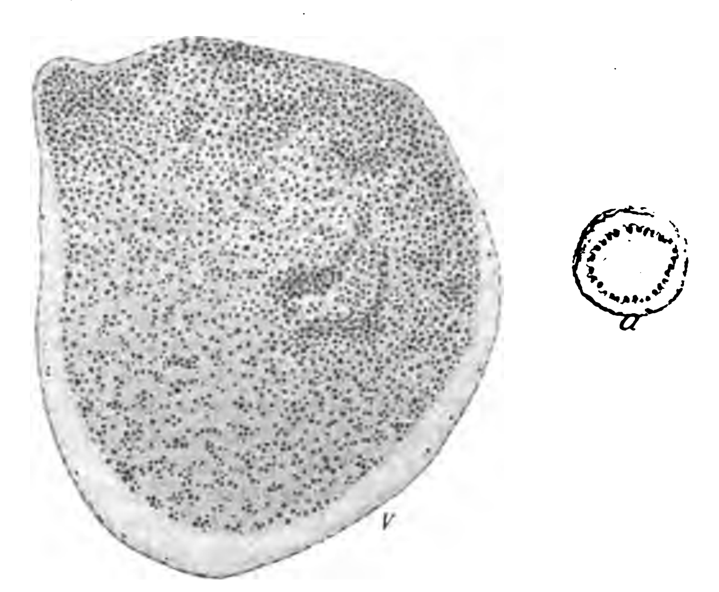


Fig. 210. Arterie (a) und die parallele Vene (V) aus dem Milzhilus eines 23 cm langen Schweineembryo. Vergr. 100. Fixation Kaliessigsäure. Färb. Hämatoxylin.
Die kleine Arterie enthält nur farbige, kernlose Blutelemente; in der 6—7 mal weiteren Vene grofse Massen kernhaltiger Blutkörperchen, hauptsächlich Erythrocyten mit pyknotischen Kernen, dazwischen auch Leukocyten.

In der Milz tritt das Arteriensystem neben dem venösen sehr in den Hintergrund; wie die Milzvenen allein fünf-, sechsmal weiter sind als die Milzarterien (s. Fig. 210), so treten auch in den Schnitten die Arterien im Vergleich zu den Venen immer in den Hintergrund. Während man bei einigen Tieren, z. B. beim Rind (s. Fig. 207), Schaf und Schwein, die weiten venösen Spalten auch mit blofsem Auge sehen kann, sind die Arterien meistens so klein, dafs man sie sogar unter dem Mikroskope suchen mufs. Bei anderen Tieren wieder, wie z. B. beim Kaninchen, Meerschweinchen, und teilweise auch beim Menschen füllen die Venen einen bedeutenden Teil der Pulpa aus, indem sie wahre venöse Netze bilden, neben welchen die arteriellen Zweige dann noch mehr verschwinden. Die Eigentümlichkeiten des Gefäfssystems der Milz treten

um so mehr in den Vordergrund, je weiter wir die Gefäſse gegen ihre Endzweige hin verfolgen, und wir gelangen bei den Kapillaren auf ein solches Terrain, das gerade den am meisten mystischen Teil der Milzfrage bildet.

Die erste Eigentümlichkeit des Milzgefäſssystems besteht also darin, daſs die Venen relativ viel weiter sind als die Arterien, und daſs schon die in den gröſseren Balken verlaufenden Venen auſser dem Endothel keine eigene Wandung besitzen; die zweite Eigentümlichkeit besteht darin, daſs die groſsen Gefäſse sich sehr schnell trennen, so daſs das arterielle und venöse System sich bald voneinander in einer gewissen Distanz befinden. Die Arterien verbleiben weiter in der Kapsularscheide, in welcher man dann eine Strecke die Arterien allein ohne Venen findet; sie werden höchstens noch von Nerven begleitet (s. Fig. 209 *4*). Die Venen gelangen dagegen sehr früh in die Pulpa und treten mit derselben bald in ein innigeres Verhältnis. Die Arterien behalten um so länger ihre Selbständigkeit und Isolation; sie werden noch eine Strecke durch die Kapselhülse von der Pulpa isoliert, und auch nach dem Aufhören dieser Kapsularhülse gelangen die Arterien noch bei weitem nicht in die Pulpa, da hierauf wieder eine andere Hülse, die adenoide, auftritt, durch welche die Gefäſse auch weiterhin isoliert bleiben.

In den Wänden der kleinen Arterien, an der Stelle der verschwindenden kapsularen Scheide erscheint allmählich mit Lymphzellen gefülltes adenoides (cytoblastisches) Gewebe, das die kleinen Arterien bald in längeren Zügen begleitet, bald wieder in rundlichen Knoten umgibt (Noduli lymphatici lienales [Malpighii]) (s. Fig. 207 *8* u. 209 *6*). In den Schnitten finden wir daher die kleinen Arterien in Lymphknötchen, im Innern lymphatischer Infiltrationen, und zwar bald im Mittelpunkte derselben, bald in exzentrischer Lage.

Oft finden wir in den Knötchen paarige Arteriendurchschnitte, was dafür zeugt, daſs die Knötchen oft an den Verzweigungen der Arterien liegen. Mit den Verzweigungen der kleinen Arterien verschwindet allmählich auch die adenoide Hülle ebenso wie früher die Kapsularhülse. Die kleinen Arterien verzweigen sich in miteinander nicht anastomisierende, gerade verlaufende Äste (Penecilli arteriarum), längs welchen die adenoide Scheide entweder schon vollständig verschwunden oder nur noch als schmale Hülse erkennbar ist. Die aus den cytoblastischen Hüllen austretenden Zweige können nach ihrem Lumen schon für Kapillaren gehalten werden, können aber auſser dem Endothel auch Muskelzellen besitzen. Erst auf diese Weise gelangen die Kapillaren frei in die Pulpa, wohin ihnen die Venen schon längst vorangegangen sind.

Bei manchen Tieren, am auffallendsten beim Schwein, gelangen die arteriellen Zweige auch nach ihrem Austritt aus der cytoblastischen Hülse noch immer nicht frei in die Pulpa, denn es kann noch eine besondere Hülle dritter Art auch um die Kapillaren erscheinen, durch welche die arteriellen Kapillaren der Milz noch eine Strecke weiter isoliert werden. Sehr auffallend werden z. B. beim Schwein die Kapillaren eine Strecke von ovalen Körperchen, sog. kapillaren Hülsen, umgeben, die an den Schnitten durch ihre dichtere, kompaktere Beschaffenheit sich von der loser beschaffenen Milzpulpa abheben; so gelangen auf diese Weise die Kapillaren erst nach Aufhören auch dieser Kapillar-

hülse frei in die Pulpa. Von dem Schicksale der arteriellen Kapillaren in der Milzpulpa, das den umstrittensten Teil der Milzstrukturfrage bildet, wird weiter unten, bei der Beschreibung der Pulpa, die Rede sein.

Längs des Verlaufes der Äste der Milzarterie unterscheiden wir also vier für die Milz sehr charakteristische Teile. Im ersten Teil sind die grofsen Arterien gemeinsam mit den Venen und Nerven in der kapsularen Hülse beisammen; im zweiten Teil haben sich die Arterien schon von den Venen getrennt, welch letztere auf diese Weise bald in die Pulpa gelangen, während die Arterien selbst noch in der kapsularen Hülse verbleiben. Den dritten Teil der Verzweigungen bilden die in die adenoiden Hülsen gelagerten Zweige; hiernach endlich ist bei manchen Tieren auch noch ein vierter von einer besonderen Hülle umgebener Teil vorhanden, da nach Aufhören der lymphatischen Infiltration die Kapillaren noch die sog. kapillaren Hülsen durchlaufen und erst hiernach in die Pulpa gelangen. Die kapillare Hülse ist nicht allgemein verbreitet, so dafs bei vielen Tieren die arteriellen Kapillaren schon aus den cytoblastischen Hülsen in die Pulpa gelangen.

Die längs den Arterien auftretenden Lymphknötchen werden gewöhnlich mit den Arterien gemeinsam beschrieben; eigentlich gehören diese Knötchen jedoch mit ebensolchem Rechte zur Pulpa und könnten auch dort beschrieben werden. Die Struktur der Noduli lymphatici lienales entspricht vollständig derjenigen der gewöhnlichen Lymphknoten, d. h. ihr Gerüst bildet adenoides (retikuliertes) Bindegewebe, dessen Spalten Lymphzellen dicht ausfüllen, und in welchen nur noch Kapillaren verlaufen. Früher pflegte man die Knötchen von der Pulpa scharf zu sondern; es wurde sogar eine besondere Membran an der Oberfläche der Noduli angenommen, die dieselben gegen die Pulpa hin begrenzen sollte. Es erleidet jedoch keinem Zweifel, dafs die Noduli von der Pulpa nicht nur nicht als getrennt zu betrachten sind, sondern im Gegenteil mit der Pulpa ohne jede scharfe Grenze vereinigt und so als zusammengehörige Gebilde aufzufassen sind. Sie können voneinander nicht getrennt werden, da das Gerüst der Noduli und der Infiltrationen mit dem Gerüst der Pulpa identisch ist, d. h. das Gerüst beider besteht aus adenoidem Bindegewebe, welches für beide ein zusammenhängendes Netz bildet. Daher kommt es, dafs auch die Struktur der Pulpa der der Lymphknoten sehr ähnlich ist. Der Hauptunterschied zwischen den Noduli und der Pulpa besteht darin, dafs man, während in den Noduli die Zwischenräume des Netzes von Lymphzellen so dicht ausgefüllt werden, dafs für andere Elemente dort kein Raum mehr bleibt, in den Netzräumen der Pulpa aufser Lymphzellen und anderen Elementen viele farbige Blutkörperchen findet, die oft auch allein die Zwischenräume der Pulpa dicht ausfüllen; in den adenoiden Maschen der Noduli hingegen findet man nie rote farbige Blutzellen.

In der Milz der meisten Tiere kann man aufser den Noduli auch mehr diffuse lymphatische Infiltrationen unterscheiden; natürlich sind beide identische Bildungen, nur ist die Form der Noduli rundlich, und sie sind deutlicher umschrieben, während die Infiltrationen unregelmäfsige Konturen besitzen und mit der Pulpa ohne Grenze verschmelzen. Die rundlichen, deutlicher umschriebenen Anhäufungen, die Noduli, findet man meistens im Innern einer Infiltration (s. Fig. 209 6). Speziell diese im

Innern der Infiltrationen sichtbaren Noduli nannte Flemming sekundäre Knötchen und wies nach, dafs die farblosen Blutzellen (Lymphzellen, Leukocyten) sich in diesen durch Mitose vermehren. Diese Knötchen bedeuten also Zellvermehrungsnester, die in der ersten Zeit ihres Auftretens als zusammenhängende, zirkumskriptere Noduli erscheinen; später beginnt aber ihre der Pulpa benachbarte Oberfläche loser zu werden, und endlich verschmilzt der ganze Nodulus mit der Pulpa, wodurch die Zellen der Noduli der Pulpa einverleibt werden. Man mufs sich das so vorstellen, dafs inzwischen wieder neue Knötchen, neue Nester an Stelle der alten entstehen, so dafs also diese Gebilde nicht als konstante, sondern als immer wechselnde Formationen betrachtet werden müssen, die dem Zellbedarf des Blutes entsprechend bald verschwinden, bald wieder entstehen.

Weder in embryonalen Milzen noch in der Milz der Fische und Amphibien kommen deutliche Noduli lymphatici vor; bei einigen Fischen wurden zwar ähnliche Gebilde beschrieben, dieselben treten aber nur bei Reptilien und besonders bei Vögeln deutlich hervor. In der Milz der Taube nehmen die lymphatischen Infiltrationen sogar einen gröfseren Raum ein als die Pulpa selbst und erscheinen als sehr deutliche, umschriebene Knoten, als wahre Noduli.

Die dritte Hülsenart der arteriellen Verzweigungen, die sog. Kapillarhülsen, wurden zwar beim Hunde, bei der Katze, ja sogar beim Menschen beschrieben, zum Studium derselben ist jedoch bei den Säugern die Schweinemilz die geeignetste, in der sie zuerst Schweigger-Seydel beschrieb, bei den Vögeln die Milz der Taube. Beim Schweine liegen die Kapillarhülsen meistens in der Umgebung der Knötchen frei in der Pulpa. In der Taubenmilz finden wir die einzelnen Kapillarhülsen in der Regel mit lymphatischer Infiltration umgeben, d. h. bei der Taube sind diese Endästchen gleichzeitig von zwei Hülsen umgeben. Die Kapillarhülsen der Taubenmilz sind keine so regelmäfsigen, ovalen Körper wie die der Schweinemilz. Die Kapillarhülsen wurden für Nervenendigungen, von anderen für lymphatische Infiltrationen gehalten; sie haben jedoch mit keinem von beiden etwas gemeinsam, und es ist richtiger zu bekennen, dafs wir ihr Wesen nicht kennen. Nach Bannwarth und Strasser sind sie als „Wachstumsknospen“ der Pulpa aufzufassen. Die Zellen dieser Hülsen unterscheiden sich von jeder Zellenart der Pulpa dadurch, dafs sie plasmareicher sind; ihr innigeres Verhältnis zur Pulpa leuchtet jedoch daraus hervor, dafs z. B. beim Schwein das Innere dieser kapillaren Hülsen mit roten Blutkörperchen dicht infiltriert ist. Bannwarth beschrieb zuerst die Kanäle und Spalten im Innern der Hülse, ohne deren Kenntnis wir das Vorhandensein der roten Blutkörperchen nicht erklären könnten.

Vom **Venensystem** der Milz soll zuerst hervorgehoben werden, dafs der Begriff des „Sinus“ von der Annahme der geschlossenen Blutbahn stammt und auch schon aus diesem Grunde zu verwerfen ist. Unter Sinus verstand man bald die weiten Venen der Pulpa, bald verwirrte man den Sinusbegriff mit dem Begriff der Pulpa selbst. Auch die sog. venösen Kapillaren decken den Begriff der Kapillaren nicht, denn wo sie keine Netze bilden (beim Rind, Schaf und Schwein), erscheinen die Anfänge der Pulpavenen sowie die Pulpavenen selbst mehr als langgestreckte, schmale Spalten und nicht als runde Kapillargefäfse. Beim Kaninchen, wo man von Netzen venöser Kapillaren sprach, sind eigentlich weite

Venennetze vorhanden. Die Wände der venösen Kapillaren berühren sich beim Rind, Schaf und Schwein vollständig, und ihr Lumen mufs daher als veränderlich betrachtet werden. Es ist möglich, dafs das, was man einmal im Schnitte als venöse Kapillare sieht, ein andermal als weite Pulpavene erscheint.

Die venösen Gefäfse der Pulpa entbehren ebenso wie die grofsen Venen der Balken einer besonderen Wandung; an der Aufsenfläche der Endothelschicht befinden sich jedoch für die Milzvenen sehr charakteristische, zirkuläre Fasern, die die Venen in kleinen Abständen, ähnlich



Fig. 211. Detail aus der Rindermilz. Hom. Immers. Cam. lucida. Vergr. 1000. Fix. Kaliessigsäure. Färb. Hämatoxylin-Fuchsin.

a glatte Muskelzellen. *b* eigentümliche Bildungen, wahrscheinlich dem Pulpastrom entsprechend in die Länge ausgezogene degenerierte Zellen (?). *c* kleine Pulpavene mit in das Lumen hineinragenden Endothelkernen (*d*); zwei Leukocyten in der Venenwand im Durchwandern begriffen (*e-e*). In der Pulpa, besonders in der Umgebung der Vene, dieselben Elemente — Leukocyten, Mitosen, farbige Blutzellen —, welche in Fig. 213 im Lumen der Vene sichtbar sind. In der Pulpa befinden sich aufserdem zerstreut verschiedene Schollen und Körner sowie auch feine Fäden.

den Knorpelringen der Trachea, umgeben. Das Vorhandensein dieser Ringfasern ist eine ganz besondere Eigentümlichkeit der Milzvenen; wahrscheinlich sind sie irgendeine Art elastische Fasern, obwohl es zweifellos ist, dafs sie keine regelrechte elastische Färbung zeigen.

Besondere Eigenschaften der Venen sind noch, dafs ihre Endothelzellen eine lange, spindelförmige Gestalt besitzen, und dafs deren Kerne in das Venenlumen hineinragen (s. Fig. 211 *d*). Es mufs jedoch bemerkt werden, dafs auch Venen mit gewöhnlichen abgeplatteten Endothelkernen vorkommen, wie andererseits auch Arterien mit hineinragenden Endothelkernen; diese Erscheinung steht wahrscheinlich mit der Veränderung des Gefäfslumens

im Zusammenhang. Viel wichtiger ist die durch die neuesten Untersuchungen (Weidenreich und gleichzeitig Helly) bewiesene Tatsache, dafs die farblosen Blutzellen durch die Wand der Pulpavenen wandern. Die Wanderung der farblosen Blutzellen durch die Venenwand kann zweifellos festgestellt werden, da in der Venenwand viele im Durchkriechen begriffene, biskuitförmige, farblose Blutzellen zu finden sind, deren eine Hälfte sich schon im Lumen der Vene, die andere noch in der Pulpa befindet (s. Fig. 211 *c-c*). Helly behauptet zwar, dafs auch die farbigen Blutzellen die Venenwand durchdringen, doch ist die Wanderung derselben nicht genügend bewiesen, und es ist zu dieser Annahme auch kein zwingender Grund vorhanden.

Die Pulpa. In der Pulpa werden zwei Teile unterschieden: das Gerüst und der Inhalt.

Das Gerüst besteht aus retikulärem Bindegewebe (s. Fig. 212), das mit dem nicht leimgebenden, retikulären Bindegewebe der Lymphdrüsen vollkommen identisch ist. Auch hier taucht, wie bei den Lymphdrüsen, die Frage auf, ob dieses retikuläre Gerüst aus mit Fortsätzen versehenen Zellen oder nur aus feinen Fasern besteht oder aber von diesen beiden Elementen gebildet wird. Die Beantwortung dieser Frage ist nicht so leicht; man kann zwar an ausgeschüttelten oder noch instruktiver an mit Kochsalzlösung durch die Arteria lienalis injizierten und auf diese Weise ausgewaschenen Milzschnitten längs den Netzen überall Kerne finden, doch kann hieran beanstandet werden, dafs diese Kerne auch die Kerne zurückgebliebener, anhaftender Leukocyten sein können. Da jedoch an solchen ausgewaschenen Schnitten die Verteilung der Kerne ziemlich gleichmäfsig ist, und da ferner die Kerne mit den Knotenpunkten des Netzes in Zusammenhang zu stehen scheinen, so ist es wahrscheinlich, dafs das adenoide Netz der Milz hauptsächlich von mit Fortsätzen versehenen Zellen gebildet wird. Dieses Netz ist bei den Amphibien sehr weit und leicht sichtbar zu machen, bei den Säugern sehr eng und schwerer isolierbar.

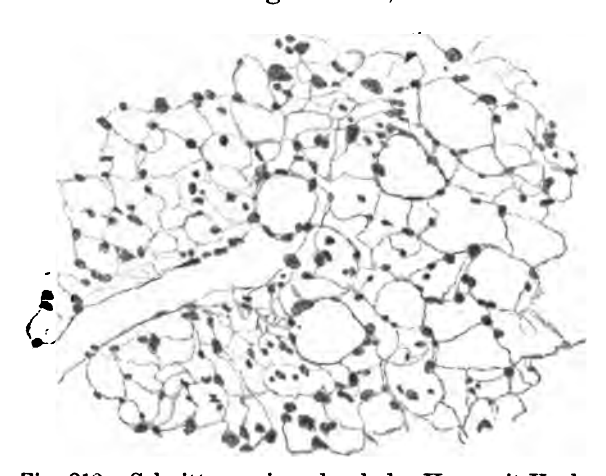


Fig. 212. Schnitt aus einer durch das Herz mit Kochsalzlösung injizierten Froschmilz, aus welcher durch diese Injektion der Pulpainhalt durch die normale Blutbahn vollständig ausgewaschen wurde, wodurch das feine, kernhaltige, adenoide Gerüst und dessen Maschenräume mit einigen Venendurchschnitten klar erscheinen.

Über die Bedeutung des adenoiden Netzes der Milz existieren zwei einander widersprechende Ansichten. Nach der Ansicht von der sog. „offenen" Blutbahn bildet das adenoide Netz, das feine Gerüst der Pulpa, auch die Bahn für den Blutstrom, d. h. aus den Arterien gelangt nach dieser Ansicht das Blut in die Maschenräume des Netzwerkes, und aus

diesen Maschen sammelt sich das Blut in die Venen. Diesen Weg des Blutstromes in den Netzräumen der Pulpa nennt man auch die „intermediäre“ Blutbahn. Nach der anderen Ansicht ist die Blutbahn der Milz „geschlossen“, d. h. die arteriellen Kapillaren münden nicht in die Pulpa, sondern in die venösen Gefäfse. Zum Verständnis des Begriffs Pulpa müssen in erster Reihe .diese Ansichten geklärt werden.

Das Hauptargument der Anhänger der offenen Blutbahn besteht darin, dafs die Maschenräume des adenoiden Netzes bei den meisten Tieren, gleichviel ob erwachsen oder embryonal, dicht mit roten Blutkörperchen ausgefüllt sind (s. Fig. 214). Die Anwesenheit der roten Blutzellen in der Pulpa wurde von seiten der Anhänger der geschlossenen Blutbahn nicht gehörig gewürdigt, was in zwei Gründen seine Erklärung findet; erstens ist die Milzpulpa nicht aller Tiere gleichmäfsig blutreich, so z. B. befinden sich in der Milzpulpa des Schweines verhältnismäfsig wenig rote Blutkörperchen. Zweitens entziehen sich die roten Blutkörperchen oft an den besten Präparaten der Beobachtung in der Weise, dafs in der Dichte der übrigen Zellen der Pulpa die verblafsten und sich gewöhnlich nicht färbenden Massen der roten Blutkörperchen oft überhaupt nicht zu erkennen sind. In der Tat ist aber das adenoide Netz der Milz der meisten Tiere (Mensch, Rind, Schaf, Vögel, Amphibien) so dicht mit roten Blutzellen angefüllt, dafs hierbei jedes andere Element in den Hintergrund gedrängt wird und die Pulpa gleichsam als ein Blutklumpen erscheint.

Auch die künstlichen Injektionen, deren Resultate in den Milzuntersuchungen von vielen beanstandet wurden, sprechen mit gröfster Bestimmtheit für die offene Blutbahn. Die mit gesetzmäfsiger Regelmäfsigkeit eintretenden Resultate der Injektionen beweisen nämlich, dafs die injizierte Masse sowohl durch die Arterie als auch durch die Vene überallhin gelangt, wo in der Pulpa auch normalerweise rote Blutkörperchen zu finden sind, d. h. die injizierte Flüssigkeit gelangt ungehindert in die Maschenräume des Netzes. Die durch die Injektionen regelmäfsig erhaltenen Bilder sind nun nach der Meinung der Anhänger der geschlossenen Blutbahn als Extravasate aufzufassen, obwohl zu dieser Annahme kein Grund vorhanden ist. Wenn die Kapillaren des Glaskörpers (z. B. beim neugeborenen Hund) während der Injektion nicht reifsen, obwohl sie sich in einer fast flüssigen Umgebung befinden, so ist auch kein Grund, anzunehmen, dafs in der Milz die mit dem schwächsten Druck ausgeführten Injektionen regelrecht zu Rissen führen sollten.

Die Anhänger der geschlossenen Blutbahn erklären das Vorhandensein der roten Blutzellen in der Pulpa mit der Annahme der Diapedese der roten Blutkörperchen; jedoch auch diese Annahme besitzt keine genügende Grundlage. Unter einen ganz anderen Gesichtspunkt fällt die Wanderung der farblosen Blutzellen, da die Wanderung durch die Milzvenenwände konstatiert werden kann, und da, wie bekannt, die Wanderung der farblosen Blutzellen auch an anderen Stellen und unter normalen Verhältnissen vorkommt.

Einen noch überzeugenderen Beweis zugunsten der offenen Blutbahn gelang mir durch die Injektion der Froschmilz durch das Herz mit Kochsalzlösung zu erbringen; auf diese Weise kann man nämlich die Froschmilz so vollständig auswaschen, dafs die rotbraune Milz während des

Injizierens ganz verblafst. In den Schnitten solcher ausgewaschener Milzen erscheint das netzartige Bindegewebe in seiner ganzen Reinheit, da der Inhalt des Netzes durch die durchströmte Kochsalzlösung vollständig weggeschwemmt wurde (s. Fig. 212). Mit der Annahme von Rissen könnte man in solchen Fällen höchstens das Hineingelangen der Flüssigkeit aus den Gefäfsen in die Pulpa erklären, das weitere Auswaschen des ganzen Pulpainhaltes durch die Venen könnte jedoch damit nicht erklärt werden; aus dem Reifsen der Gefäfse müfste das Zerplatzen der ganzen Milz resultieren, ohne dafs sie durch die Venen ausgewaschen werden könnte. Dieses Experiment mit der Froschmilz besitzt allein eine entscheidende Bedeutung in dieser Frage, da nicht angenommen werden kann, dafs das adenoide Netz anderer Tiere wesentlich eine andere Bedeutung habe als die des Frosches, dessen Milz normalerweise mit roten Blutkörperchen ebenso dicht angefüllt ist wie die irgendwelchen anderen Tieres. Übrigens führen Bannwarths Kochsalzinjektionen an Katzenmilzen zu ähnlichen Auswaschungen, da er auf diese Weise ein den ausgeschüttelten Schnitten ähnliches Bild erhielt.

Sowohl die natürlichen als auch die künstlichen Injektionen und die Auswaschungen durch Injektionen beweisen also übereinstimmend, dafs die Milzpulpa in die Bahn des Blutstromes eingeschaltet ist, wie schon W. Müller diese Verhältnisse aufgefafst hatte. Diese Einschaltung der Pulpa tritt schon an der Anordnung der Milzgefäfse zutage, da schon die gröfseren Arterien und Venen getrennt verlaufen. Sowohl die Fortsetzung der Wände der arteriellen Kapillaren in das Netz der Pulpa als auch die Herkunft der venösen Kapillaren aus diesem Netze kann histologisch ebenfalls leicht bewiesen werden, da in den Schnitten der Übergang der Kapillarwände in das adenoide Netz konstatiert werden kann. Diese Bilder der Schnittpräparate können aber für sich allein aus leicht begreiflichen Gründen keine beweisende Kraft besitzen, und nur nach dem Erwähnten erhalten sie ihre wahre Bedeutung.

Weidenreich, der neuestens die Milz eingehend untersuchte und ausdrücklicher Anhänger der intermediären Blutbahn ist, wies auch direkte Verbindungen zwischen den Arterien und Venen nach, so dafs also nach seiner speziellen Ansicht neben der offenen Blutbahn auch geschlossene Verbindungen vorhanden sind; zweifellos besitzen jedoch diese geschlossenen Verbindungen neben den ersteren nur eine untergeordnete Bedeutung.

Der Inhalt der Pulpa wird, wie es schon an frischen Zupfpräparaten ersichtlich ist, hauptsächlich von Blutelementen gebildet; nur fällt an solchen Präparaten gleich auf, dafs die farblosen Blutzellen verhältnismäfsig viel zahlreicher vertreten sind als im Blute selbst; im Pulpapräparate beherrschen die Leukocyten das Gesichtsfeld, während im Blute bekanntlich kaum einige derselben auf je ein Gesichtsfeld kommen. In frischen Pulpapräparaten sind auch grofse Massen von Körnchen von verschiedener Gröfse zu finden, die oft zusammenhängende Massen bilden. Dafs dies wirklich existierende Körnchen und nicht Bruchstücke von Zellen sind, wird durch den Umstand bewiesen, dafs sie in der Pulpa fixierter Schnitte in ebenso grofser Zahl vorgefunden werden wie in frischen Präparaten. In letzteren können noch die oft in grofser Zahl

vorhandenen, bernsteingelben und schwach lichtbrechenden Pigmentschollen und -körner untersucht werden.

Die Mannigfaltigkeit der Elemente der Pulpa, welche näher an fixierten Präparaten untersucht werden müssen, ist besonders bei jungen Tieren und Embryonen auffallend. In erwachsenen Tieren können sich drei Arten von Elementen in dominierender Anzahl vorfinden: 1. gewöhnliche, kleinkernige Lymphocyten, 2. mehrkernige oder polymorphkernige Lymphocyten und 3. normale farbige Blutkörperchen; in kleiner Anzahl sind, gleichsam nur zufälligen Beobachtungen entstammend und wahrscheinlich nur ausnahmsweise, im Erwachsenen kernhaltige rote Blutkörperchen oder Pigmentbruchstücke enthaltende Lymphocyten zu finden. Diesen schliefsen sich besonders für die Milz junger Tiere charakteristische polymorphkernige Riesenzellen an, endlich in embryonalen Milzen viele kernhaltige rote Blutzellen. Diese kernhaltigen Blutzellen kommen in der embryonalen Milz gruppenweise vor und sind an den dichten und sich homogen und dunkel färbenden sog. pyknotischen Kernen erkennbar. Die farblosen Blutkörperchen treten in der embryonalen Milz in den Hintergrund.

Fig. 213. Inhalt der Pulpavene des Rindes. Hom. Immers. Camera lucida. Vergr. 1000.
a einkernige Lymphocyten mit sich gut färbendem Plasma. *b* Leukocyten mit polymorphen Kernen und hellerem Plasma. *c* farbige Blutzellen. *d* Mitosen der Leukocyten. *e* Blutserumgerinnsel.

Wenn wir nun die **Rolle und Funktion der Milz** auf histologischer Grundlage auf einfachste Weise augenscheinlich machen wollen, so müssen wir solche Schnitte untersuchen, in welchen gröfsere Arterien und Venen beisammen zu sehen sind; schon der Vergleich des Inhaltes der beiden Gefäfse gibt wichtige Aufschlüsse darüber. In der Milz eines 23 cm langen Schweineembryos, wo wir in der Arterie des Hilus gewöhnlich kein einziges kernhaltiges Blutkörperchen sehen, ist die fünf- bis sechsmal so weite parallele Vene des Hilus mit kernhaltigen Blutkörperchen voll und dicht gefüllt (s. Fig. 210). Ebenso leicht können wir uns auch davon überzeugen, dafs in der Milz der Erwachsenen ganz ähnliche Verhältnisse vorhanden sind; während z. B. in der Rindermilz in den Arteriendurchschnitten wie in den Arterien allgemein ein bis zwei farblose Blutkörperchen zu finden sind, sind die viel breiteren Venen mit farblosen Blutkörperchen so dicht gefüllt, dafs in gefärbten Präparaten der grofse Unterschied zwischen dem Inhalt der Arterien und Venen schon unter der Lupe konstatiert werden kann (s. Fig. 207 *7* und *9*).

Diese wichtigen und nicht genügend hervorgehobenen Unterschiede der Gefäſsinhalte beweisen unmittelbar die Rolle der Milz im Organismus, die hiernach sowohl beim Embryo als auch beim Erwachsenen in der lebhaften Produktion von Blutelementen besteht. Von der bedeutenden Menge der produzierten Zellen bekommen wir erst dann einen entsprechenden Begriff, wenn wir bedenken, daſs die blutwegführende Vene im allgemeinen sechs- bis siebenmal so weit ist wie die blutzuführende Arterie, was fast eine Verfünfzigfachung des Volumens bedeutet. Dieser Volumenunterschied der Milzarterien und -venen gibt über die Masse der produzierten neuen Blutelemente Aufschluſs. Man kann also auch schon aus diesen Verhältnissen annähernd sagen, daſs in den Milzvenen beiläufig fünfzigmal so viel Blutelemente sich befinden wie in den Arterien, und zwar sowohl in der embryonalen als auch in der erwachsenen Milz. Der Unterschied in den zwei Altern besteht nur in der Qualität der produzierten Zellelemente; während im Embryo die groſse Vermehrung der Blutelemente fast nur oder doch hauptsächlich den farbigen Blutkörperchen zugute kommt, erscheint die Milz des Erwachsenen als eine beständige Quelle farbloser Blutkörperchen (s. Fig. 213).

Auf Grund von Zählungen der Blutelemente des Arterien- und Venenblutes wissen wir, daſs z. B. beim Kalbe, bei dem man in der Milzarterie das Verhältnis der farblosen Blutkörperchen zu den farbigen wie 1 : 2200 findet, dieses in der Vena lienalis 1 : 60 oder 1 : 30 ist, d. h. es sind in der Vene siebzigmal mehr farblose Blutkörperchen vorhanden als in der Arterie. Diese groſse Vermehrung der farblosen Blutzellen kann auch bei Erwachsenen nicht rein relativ sein, d. h. sie kann nicht irgendwie durch die Abnahme der roten Blutkörperchen erklärt werden, da die ganze Blutmenge in der Vena lienalis bedeutende Vermehrung zeigt. Tatsächlich nehmen wir beim Erwachsenen unter normalen Verhältnissen keine Bildung roter Blutkörperchen an, und in der Milzpulpa Erwachsener sind auch unter normalen Verhältnissen keine Erythroblastennester vorhanden, wie in der der Embryonen; nach groſsen Blutverlusten erscheinen dieselben jedoch auch bei Erwachsenen. Zur Erklärung der Pigmentschollen und -körner in der Milz Erwachsener sind wir im Gegenteil darauf angewiesen, das Zugrundegehen roter Blutkörperchen anzunehmen. Es muſs jedoch bemerkt werden, daſs diese Pigmentschollen nicht bei allen Tieren in so groſser Masse gefunden werden wie z. B. in der Milzpulpa des Schafes, wo sie gruppenweise die ganze Pulpa ausfüllen (s. Fig. 209). In einigen Pigmenthäufchen glaubt man an rote Blutzellen erinnernde Körperchen zu sehen; andere, gröſsere, dichtere, gelbe Massen scheinen durch die Vereinigung dieser Körperchen hervorgegangen zu sein. Auch in der Salamandermilz erscheinen die Pigmentschollen als Resultat des Zerfalles roter Blutkörperchen. Im Vergleich zu diesen Pigmenthäufchen besitzen die rote Blutkörperchen enthaltenden farblosen Blutzellen für das Zugrundegehen der roten Blutkörperchen gewiſs eine untergeordnete Bedeutung, da diese in verhältnismäſsig kleiner Zahl, gleichsam ausnahmsweise, gefunden werden. Wenn wir auch zur Erklärung der eisenhaltigen Pigmentschollen das Zugrundegehen der farbigen Blutkörperchen annehmen, so ist die Abnahme der roten Blutkörperchen in der Milz doch nicht konstatiert, und es ist auch daran zu denken, daſs das Pigment nach einer Meinung nicht in der Milz entsteht, sondern durch den Blutstrom in die Pulpa getragen und daselbst abgelagert werden kann.

Nach chemischen Untersuchungen besitzt die Milz einen groſsen Eisengehalt, was jedoch nach meiner Meinung das Zugrundegehen der roten Blutkörperchen auch nicht beweist, denn die in der Pulpa auch normalerweise in groſser Menge vorhandenen roten Blutkörperchen allein bedingen notwendigerweise einen gröſseren Eisengehalt. Durch die chemischen Untersuchungen wurden in der Milz auch Xanthinbasen nachgewiesen, was auf das Zugrundegehen von kernhaltigen Zellen respektive von Kernen hinweist. Die Anwesenheit der



Xanthinbasen in der Milz bin ich eher geneigt auf das mit der Entwicklung der roten Blutkörperchen Hand in Hand gehende Zugrundegehen der Kerne als auf das Zugrundegehen von Leukocyten zurückzuführen. Für das Zugrundegehen von Leukocyten liefert die Histologie keine Stützpunkte; auf das mit der Entwicklung der roten Blutkörperchen verbundene Austreten der Kerne und auf den Zerfall der freigewordenen Kerne hinweisende Bilder gelang es mir jedoch wenigstens in der embryonalen Milz des Menschen zu finden (s. Fig. 214 *b*).

Bedeutendere **Lymphgefäfse** sind nur in der Milzkapsel bekannt. Bei Tieren, bei welchen das subseröse Gewebe mehr ausgebildet ist, wie z. B. beim Rind (bei den Wiederkäuern und auch bei den Einhufern), können Lymphspalten und -gefäfse in der Kapsel auch in gewöhnlichen Schnitten gut wahrgenommen werden; in bezug auf die Lymphgefäfse der Pulpa gehen die Meinungen sehr auseinander. Es scheint jedoch sehr wahrscheinlich zu sein, dafs diese ganz fehlen. Das Fehlen der Lymphgefäfse in der Pulpa ist ebenfalls ein Beweis für die offene Blutbahn, beziehungsweise erscheint dieses Fehlen der Lymphgefäfse als notwendige Folge der offenen Bahn. Nur auf diese Weise ist es verständlich, dafs gerade die Milzpulpa, dieses mächtige Blutorgan, der Lymphausführungsgänge entbehrt, denn da das adenoide Netz, d. h. die ganze Milzpulpa mit dem Blutstrom so wie so in unmittelbarer Verbindung steht, so erscheinen die lymphabführenden Gefäfse tatsächlich überflüssig.



Fig. 214. Detailbild aus der Milz eines fünfmonatlichen menschlichen Embryos. Hom. Immers. Camera lucida. Vergr. 1000. Fix. Kaliessigsäure. Färb. Hämatoxylin-Fuchsin. Gefäfse und Pulparäume fast ausschliefslich mit farbigen Blutzellen gefüllt.

a Erythroblasten mit homogenen, sog. pyknotischen Kernen. *b* ausgetretene und zerfallende Erythroblastenkerne. *c* gröfsere, hellere, fadenförmige Bildungen enthaltende farbige Blutkörperchen. *d* kleinere, dunklere, Granula enthaltende farbige Blutkörperchen. *e* Endothel und Gerüstkerne. *i* farbige Blutkörperchen von der Seite gesehen.

Sowohl den Milzarterien als auch den vielen in den Hüllen und Balken befindlichen glatten Muskelfasern entsprechend, ist die Milz mit **Nerven** versehen, die mit den Gefäfsen am Milzhilus in die Milz eintreten und mit ihr in der gemeinsamen Gefäfscheide verlaufen. Die Nerven der Milz bestehen gröfstenteils aus marklosen Nervenfasern, die aus dem Sympathicus stammen und die motorischen Nerven der Milz bilden. Ganglien wurden jedoch im Organ nicht gefunden. Kölliker fand auch wenige markhaltige Fasern, die als Vagusverzweigungen, als sensitive Milznerven anzusehen sind. Hiermit kann der mit Traumen oder mit

der Schwellung der Milz verbundene Schmerz erklärt werden. Auf elektrische Reizung zieht sich die Milz der meisten Tiere energisch zusammen und verkleinert sich bedeutend, was das ausgedehnte Muskelnetz erklärlich macht.

Zur Untersuchung von Schnitten ist es empfehlenswert, die Milz in Alkohol-Essigsäure (80 % Alkohol, 2 % Essigsäure) zu fixieren, wodurch wir ein für alle, insbesondere auch für elastische Färbungen geeignetes Material erhalten. Zum Studium der feineren Verhältnisse ist die Kaliessigsäure-Fixation (100 cm^3 3 %iges Kalibichromat + 5 cm^3 Eisessig) erforderlich. In diesen Präparaten können die roten Blutkörperchen nach Hämatoxylinfärbung mit gewärmtem Fuchsin elektiv hellrot gefärbt werden, wodurch wir prächtige und überzeugende, natürliche Injektionspräparate erhalten. Die Technik der künstlichen Injektion ist dieselbe, wie bei anderen Organen. Zum Beweise der offenen Blutbahn wurde auch die Transfusion von Vogelblut in den Blutstrom der Säuger mit Erfolg angewendet, wobei dann das schnelle Hineingelangen der Blutkörperchen des Vogels in die Milzpulpa des Säugers konstatiert werden konnte, was auch kaum anders begriffen werden kann, als dafs auch diese auf dem Wege des normalen Blutstromes in die Pulpa gelangten.

Neuere Literatur. Janosik, Über die Blutzirkulation in der Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62. 1903 — Helly, Konrad, Die Blutbahnen der Milz u. deren funktionelle Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61. 1903. — Mall, Fr. P., On the circulation through the pulp of the dog's spleen. Amer. Journ. of Anat. Bd. 2. 1903. — Weidenreich, Franz, Zur Milzfrage. Anat. Anzeiger. Bd. 22. 1902. — Helly, Konrad, Zum Nachweise des geschlossenen Gefäfssystems der Milz. Arch f. mikr. Anat. Bd. 59. 1902. — Weidenreich, Franz, Das Gefäfssystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 58. 1901. — Derselbe, Geschlossene oder offene Blutbahnen der Milz. Anat. Anz. Bd. 20. 1901. — Thomé, Richard, Die Kreisfasern der kapillaren Venen in der Milz. Anat. Anz. Bd. 19. 1901. — Dominici, Sur Histologie de la rete à l'état normal et pathologique. Arch. med. experim. Par. 1901. — Tonkoff, Entwicklung der Milz bei den Amnioten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56. 1900. — Schumacher, Elastische Gewebe der Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55. 1900. — Hoyer, H., Zur Histologie der kapillären Venen in der Milz. Anat. Anz. Bd. 17. 1900. — Mall, Fr. P., The Architectur and Blood-Vessels of the Dog's spleen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. 2. 1900. — Thoma, R., Über die Blutgefäfse der Milz. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1899. — Kultschitzky, Zur Frage über den Bau der Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895. — Hoyer, H., Über den Bau d. Milz. Schwalbes Morphol. Arbeiten. Bd. 3. 1894. — Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38. 1891. — Laguesse, Le tissu splénique et son développement. Anat. Anz. Bd. 6. 1891. — Heibrunn, Ein Beitrag zur Histologie der Milz. Kiel 1890.

VI.

Schilddrüse, Epithelkörper, Nebenschilddrüsen und laterale Schilddrüsen.

Von

Dr. **Pflücke** in Dresden.

I. Die Schilddrüse, Glandula thyreoidea.

Die Schilddrüse besitzt im Gegensatze zu den echten Drüsen keinen Ausführungsgang; nichtsdestoweniger trägt sie einen deutlichen drüsigen Charakter. Über ihre physiologische Bedeutung ist man nur unzureichend unterrichtet, obschon seit langem und namentlich wieder in der letzten Zeit mit grofsem Aufwand von Fleifs und Material versucht wurde, durch Experiment und Mikroskop eine Lösung dieser Frage herbeizuführen.

Was die **Entwicklung der Schilddrüse** anlangt, so ergibt sich aus den neuesten Arbeiten, vor allem aus denen von Groschuff und Verdun, dafs sie aus einer einzigen, medianen, in der Höhe der zweiten Kiemenbogen aus der ventralen Wand des embryonalen Ösophagus hervorsprossenden Anlage entsteht. Diese Anschauung vertraten in früheren Jahren bereits W. Müller und Kölliker, doch fanden sie hiermit keine allgemeine Anerkennung. Die Mehrzahl der späteren Forscher erklärten sich vielmehr für einen Ursprung aus drei Anlagen, einer medianen, die sich direkt aus der Speiseröhre entwickelt, und zwei lateralen, die von ventralen Divertikeln der vierten Kiementaschen abstammen. Diese Ansicht blieb bislang die herrschende. Nach den neuesten, mehr von phylogenetischen Gesichtspunkten ausgehenden Untersuchungen erscheint es indessen richtiger, die sog. lateralen Schilddrüsen als selbständige, den suprapericardialen bezw. postbranchialen Körpern der niederen Wirbeltiere und Vögel gleichwertige, für die Säuger jedoch zweck- und bedeutungslosen Organanlagen aufzufassen. Sie treten zwar infolge Reduktion der Kiemengegend, und indem sie im Verlaufe der embryonalen Entwicklung von der medianen Anlage umwachsen werden, zu letzterer sekundär in Beziehung, beteiligen sich aber an dem Aufbau des eigentlichen Schilddrüsenparenchyms, an der Bildung colloidhaltiger Follikel nicht, sondern erleiden entweder frühzeitig eine völlige Rückbildung oder bleiben in Form von Cysten erhalten. Die mediane Schilddrüse stellt zunächst eine schlauchförmige Einstülpung des Ösophagusepithels dar. Sie verlängert sich dann sehr rasch, trennt sich vom Ösophagus, nimmt dabei die Gestalt einer Blase an, wird allmählich solid, platt, zuletzt zweilappig und befindet sich nunmehr unterhalb des Kehlkopfes, die Trachea von vorn nach beiden Seiten umgreifend. Beim Schweine bleibt die Anlage ungeteilt; bei den übrigen Haustieren, sowie beim Menschen sondert sie sich in zwei deutliche Lappen und ein mittleres, kürzeres oder längeres Verbindungsstück. In diesem Stadium besteht die embryonale Schilddrüse aus einem lockeren Netz von mehr oder weniger langen Epithelsträngen, dessen Maschen ein gefäfshaltiges Zwischengewebe einschliefsen. Das Ganze umgibt eine dünne Kapsel aus einem zellenreichen, vorerst nur wenige feine Fasern enthaltenden Bindegewebe. In der Folge verwandeln sich die Epithelstränge in zylindrische Schläuche mit radiär gestelltem,

randständigem Epithel. Das Zwischengewebe gewinnt nun mehr und mehr an Ausdehnung, wird deutlich fibrillär und schnürt, in die Schläuche hineinwachsend, diese an verschiedenen Stellen ein. Schliefslich zerfallen die Schläuche in eine Anzahl rundlicher oder ovaler, mit einem einschichtigen Zellenbelag versehener Bläschen, die späteren Follikel.

Die **fertige Schilddrüse** wird von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt. Diese sendet von ihrer Innenfläche in gewissen Abständen mehr oder weniger starke Fortsätze aus, die sich im Innern der Drüse in dünnere Faserzüge auflösen. Letztere verflechten sich miteinander und bilden in ihrer Gesamtheit das sog. Stützgerüst der Schilddrüse. In dem Balkenwerk desselben verlaufen bezw. verästeln sich Nerven, Blut- und Lymphgefäfse, während die freien Räume von gröfseren oder kleineren Gruppen ringsum geschlossener, innen hohler, nach aufsen durch eine einzige Zellenschicht abgegrenzter Drüsenbläschen oder Follikel (Fig. 215 *a*) ausgefüllt werden. Die Follikel enthalten eine eigentümliche Substanz, das Colloid (Fig. 215 *c*).

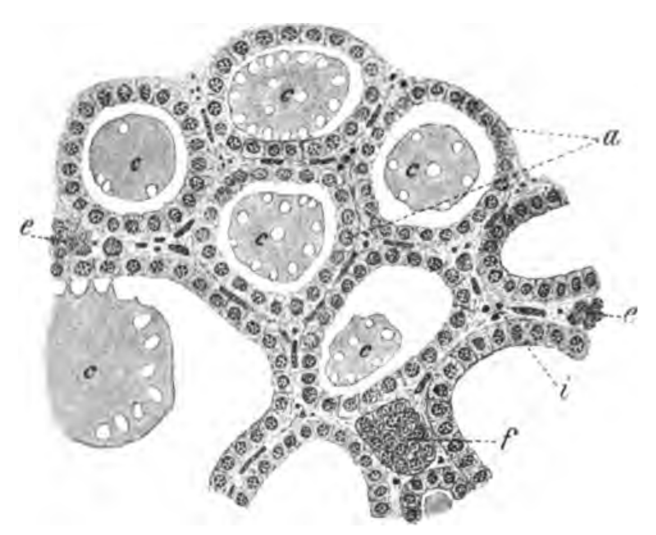


Fig. 215. Schnitt aus der Thyreoidea einer 23 Tage alten Ziege.
a Follikelepithel. *c* Colloid. *f* tangential geschnittenes Follikel. *e* interfollikuläre Zellhaufen. *i* interfollikuläres Bindegewebe. Subl. Hämat. Eosin.

Die Form der Follikel ist im allgemeinen eine runde oder ovale, bisweilen auch eine polygonale, bei erwachsenen, namentlich älteren Tieren häufig eine ganz unregelmäfsige. Beim Kalbe und Hunde kommen daneben Follikel mit mehr oder weniger tiefen Ausbuchtungen oder papillenartigen Faltungen vor. Zeifs und Langendorff beobachteten hin und wieder in Zupfpräparaten langgestreckte Schläuche mit seitlichen, blind endigenden Ausstülpungen. Die Gröfse der Follikel ist nicht nur bei den einzelnen Tierarten und Gattungen, sondern auch bei demselben Individuum und in derselben Drüse eine sehr verschiedene. Neben ganz kleinen erblickt man, besonders bei alten Tieren, auch solche von ziemlich beträchtlichem Umfange. Nach meinen in ziemlicher Anzahl vorgenommenen Messungen schwankt die Gröfse der Follikel bei den einzelnen Tierarten etwa innerhalb folgender Grenzen:

	Katze	23 — 60 μ
	Hund	19,5—289 μ
	Zicklein	19,5—272 μ
	Kalb	27 —255 μ
(erwachsenes)	Rind	31 —595 μ
	Schwein	19,5—493 μ

Schaf	. . . . .	27,3—221 μ
Fohlen	. . . . .	19,5—113 μ
(erwachsenes) Pferd	. . . . .	39 —340 μ

Die Follikelwand besteht aus kubischen oder zylindrischen Zellen mit einer durchschnittlichen Höhe von 8—12 μ. Beim Rinde ist das Epithel in der Jugend wie im Alter durchweg ausgesprochen zylindrisch, dabei sehr schmal, fast säulenartig. Die Höhe des Epithels wechselt aufserordentlich, je nachdem sich die Drüse in Ruhe oder in Tätigkeit befindet. Das Protoplasma der Zellen erscheint feinkörnig, im zentralen Teile jedoch dichter als im basalen; bei Pferden enthält es häufig ein gelbes, körniges Pigment, welches mitunter in solchen Mengen auftritt, dafs die ganze, sonst dunkel braunrot gefärbte Drüse schon makroskopisch einen gelblichen Schein erkennen läfst. Bei Fohlen und jüngeren Pferden habe ich dieses Pigment entweder gar nicht oder doch nur in wesentlich geringen Mengen vorgefunden. Der Zellkern liegt zentral oder basal, ist grofs, rundlich bis oval, bläschenförmig und mit einem deutlichen Chromatinnetz sowie mit einem oder mehreren Nucleolen versehen. Der innere Rand des Zellkörpers setzt sich im Stadium der Ruhe scharf und fast geradlinig ab, in der funktionierenden Drüse nimmt die Höhe der Zellen zu, und der Zelleib wölbt sich kuppelartig in das Follikellumen hinein (Andersson); hierdurch gewinnt die vordem gerade verlaufende innere Umrifslinie der Follikelwand ein unregelmäfsiges, buchtiges, fast gezacktes Aussehen. Die basalen Enden der Zellen sitzen direkt auf der zwischen den einzelnen Follikeln befindlichen, dünnen Bindegewebsschicht oder dort, wo Kapillaren herantreten, auf diesen. Eine Membrana propria ist sonach nicht vorhanden.

Langendorff und mit ihm Hürthle und Schmid unterscheiden neben den oben beschriebenen Zellen, die sie Hauptzellen nennen, noch eine zweite Art, die sog. Colloidzellen. Diese liegen bald in geringerer, bald in gröfserer Zahl zwischen den Hauptzellen und haben entweder dieselbe Gestalt oder sind seitlich zusammengedrückt, wie eingeklemmt, zuweilen viel schmäler als die anderen. Ihr Protoplasma zeichnet sich durch eine homogenere, hyalinglänzende Beschaffenheit aus; es färbt sich sehr intensiv, vornehmlich mit Farben, die auch zum Colloid eine spezifische Affinität bekunden. Die obengenannten Autoren betrachten beide Zellformen als funktionelle Zustände des sezernierenden Epithels und nehmen dabei an, dafs die Colloidzellen aus den Hauptzellen durch colloide Metamorphose hervorgehen — eine Ansicht, der indessen schon um deswillen nicht unbedingt und ohne weiteres das Wort geredet werden kann, weil das Vorkommen der Colloidzellen, wie schon Andersson hervorgehoben hat und Verfasser durch zahlreiche Beobachtungen bestätigen kann, kein konstantes ist, und vor allem, weil ihr Aussehen, insbesondere die oft sehr bedeutende Veränderung, die ihre Kerne erleiden, mehr auf regressive bezw. degenerative als auf produktive Vorgänge schliefsen läfst.

Das Colloid (Fig. 215 *c*) ist zweifellos ein Produkt des Follikelepithels, indessen vermochte man bisher über die Art seiner Bildung sowie auch über seine eigentliche Natur zu keiner einheitlichen Auffassung zu gelangen. Im allgemeinen kann man wohl sagen, dafs es eine dick- bezw. zähflüssige, stark eiweifshaltige, im frischen Zustande farblose oder auch schwach gelbliche Substanz darstellt, die sich mit gewissen Farbstoffen, namentlich Anilinfarben, intensiv und charakteristisch färbt. Bei Vorbehandlung mit Sublimat schrumpft das Colloid; Osmiumsäure und Formalin (Verfasser) lassen es unverändert. In mikroskopischen Schnitten von Objekten, die in den letztgenannten beiden Flüssigkeiten fixiert wurden, füllt das Colloid den Follikelraum vollständig aus und

erscheint bald homogen, bald feinkörnig, bald wieder mit vacuolenartigen, in der Regel der Epithelschicht anliegenden Gebilden durchsetzt.

Diese Gebilde werden, da sie häufiger in Sublimatpräparaten zu Gesichte kommen, von sehr vielen Autoren ebenfalls als Schrumpfungserscheinungen gedeutet; Wölfler, Andersson und R. Müller dagegen betrachten sie als Sekretbläschen, die entweder eine Vorstufe des Colloids oder, wie Andersson meint, eine besondere Form desselben, und zwar im Gegensatze zu dem stark färbbaren, chromophilen, das chromophobe, nicht färbbare Schilddrüsensekret bilden. Jenes soll in Form von kleinen Kügelchen aus den Zellen abgeschieden und von dem chromophoben, fermentartig wirkenden Sekrete, nachdem dieses durch Platzen der Bläschen freigeworden, aufgelöst werden. Aus den verschiedenen Mischungsverhältnissen beider Bestandteile erklären sich denn auch, so behauptet Andersson, die oft in ein und demselben Schnitte so auffallenden Unterschiede in dem Tinktionsvermögen des colloiden Inhaltes der einzelnen Follikel. Inwieweit diese Annahme richtig ist, mag vorläufig dahingestellt bleiben; das seltenere Auftreten oder teilweise Fehlen solcher Sekretbläschen in Osmiumsäure- und Formalinpräparaten spricht allerdings wenig zu ihren Gunsten; anderseits sind die regelmäfsige, tropfenartige Gestalt der Bläschen, ihr gequollenes Aussehen und die eigentümliche Gruppierung derselben vorzugsweise an dem zentralen Ende der Epithelien so überraschend, dafs die Deutung als blofse Schrumpfungserscheinungen nicht so ohne weiteres einleuchtet. Sei dem, wie ihm wolle, jedenfalls steht so viel fest, und darin stimmen wohl auch die meisten Forscher überein, dafs die Schilddrüsenepithelien neben einem flüssigen noch ein Sekret in körniger Form bilden. Wie die Ausscheidung vor sich geht und wo beide Bestandteile sich mischen, namentlich ob schon intrazellulär oder erst im Follikelraume, hierüber müssen noch weitere auf mikrochemischem Wege anzustellende Untersuchungen Aufschlufs bringen. Die gegenwärtig über diesen Gegenstand vorliegenden Arbeiten sind ihrer zu wenige und auch hinsichtlich der Ergebnisse zu widersprechende, um schon heute ein bestimmtes und abschliefsendes Urteil gestatten zu können.

Die Abfuhr des Colloids aus der Drüse geschieht wahrscheinlich durch die Lymphgefäfse. In der Tat ist es verschiedenen Forschern, wie Zeifs, Langendorff, Podek und Zielinska, gelungen, in den intra- und perithyreoidalen Lymphgefäfsen des Menschen und des Hundes Colloidsubstanz nachzuweisen.

Über die Art und Weise, wie der Follikelinhalt in die Lymphräume gelangt, gehen die Meinungen freilich auseinander. Nach Hürthle erfolgt der Übertritt durch Interzellularspalten, nach Biondi durch Bersten des Follikels infolge Zunahme des Innendruckes, nach Langendorff, Andersson, Bozzi u. a. in der Weise, dafs in der Follikelwand durch blofses Auseinanderweichen, durch einfache Atrophie oder durch colloide Schmelzung von Zellen Lücken entstehen, welche dem Colloide freien Durchtritt gewähren.

Zwischen den Follikeln finden sich hier und da unregelmäfsig verteilt mehr oder weniger grofse Nester von Zellen (Fig. 215 *e*), die in ihrem Aussehen durchaus den Follikelepithelien gleichen (interfollikuläres Epithel, Hürthle). Sie sind zwar weder zu Drüsenbläschen angeordnet, noch enthalten sie Colloid, doch ist nicht ausgeschlossen, dafs in der wachsenden Drüse an diesen Stellen die Neubildung des Parenchymgewebes einsetzt.

Das Bindegewebe der Kapsel und des Stützgerüstes besteht vorwiegend aus leimgebenden Fibrillen, die zu dickeren oder dünneren Bündeln vereinigt und, namentlich in der Kapsel und den gröfseren Septen, mit zahlreichen elastischen Fasern untermengt sind. Zwischen den Fibrillen, die bald parallel, bald wieder ganz unregelmäfsig verlaufen, liegen kugelige und ovale oder langgestreckte und spindelförmige Bindegewebskerne; in der Kapsel und den breiteren Balken des Stützgerüstes finden sich aufserdem gröfsere oder kleinere Anhäufungen von Fett. Die Bindegewebsschicht, welche die einzelnen Follikel voneinander trennt, das sog. interfollikuläre Bindegewebe (Fig. 215 *i*), führt weder Fett noch elastische Fasern (Sacerdotti); es beschränkt sich im wesentlichen auf einige dünne Fibrillenzüge und wenige dazwischenliegende, meist langgestreckte Kerne. Was die Menge des vorhandenen Bindegewebes bei

den verschiedenen Tieren anlangt, so steht in dieser Beziehung die Schilddrüse des Kalbes, wie überhaupt die des Rindes entschieden obenan. Hier sind die gröberen Balken des Stützgerüstes so breit, dafs sie schon makroskopisch auffallen und der Drüse ein gelapptes Aussehen verleihen. Im Vergleiche damit erscheinen die Drüsen der anderen Haustiere fast bindegewebsarm, was besonders für die Katze zutrifft, wo die von der dünnen Kapsel abtretenden schmalen Septen aus einigen wenigen Faserzügen bestehen und nur um die Gefäfse sich gröfsere Mengen Bindegewebe sammeln. Beim Schweine hat das umhüllende wie stützende Bindegewebe ein sehr lockeres, maschiges Gefüge. In der Schilddrüse ganz junger Tiere und älterer Embryonen ist das Bindegewebe im allgemeinen in geringer Menge vorhanden; es besitzt weniger Fasern, aber desto mehr Zellen bezw. Kerne.

Eine hervorstechende Erscheinung an der Schilddrüse ist der Reichtum an Blutgefäfsen. Wie schon eingangs erwähnt, verlaufen die ab- und zuführenden Gefäfse vorwiegend in den Septen, während die Kapillaren im Parenchymgewebe liegen, die Follikel mit dichten Netzen umspinnend. Die Kapillaren sind auffallend weit und treten zu den Follikelepithelien insofern in sehr innige Beziehungen, als sie diesen in der Regel direkt anlagern, sie vielfach sogar einbuchten oder von ihnen förmlich umgriffen werden.

Die Lymphgefäfse beginnen als enge Spalten im interfollikulären Bindegewebe. Diese Spältchen grenzen nicht direkt an das Follikelepithel, sondern werden von diesem durch die Blutkapillaren, sowie durch eine ganz dünne Bindegewebslamelle getrennt (Zeifs, R. Müller). Die aus ihnen entstehenden kleineren und gröfseren Lymphgefäfse treten sehr bald in das Septensystem des Stützgerüstes, wo sie mehr oder weniger weite, dünnwandige, mitunter kavernöse Kanäle bilden, nicht selten auch, so besonders in den grofsen Bindegewebstrabekeln in der Nähe der Kapsel, die Blutgefäfse sinusartig umscheiden. Am kräftigsten und vollkommensten ist das Lymphgefäfssystem beim Hunde entwickelt.

Die in die Schilddrüse eintretenden Nerven führen nach den von Crisafulli, Andersson und Trautmann bei Hund, Schaf, Schwein und anderen Tieren vorgenommenen Untersuchungen sowohl vasomotorische als auch sekretorische Fasern. Beide, Gefäfs- wie Drüsennerven, folgen ohne Ausnahme und zunächst in gemeinsamen Stämmen dem Verlaufe der Blutgefäfse. Die Gefäfsnerven geben auf diesem Wege beständig gröfsere oder kleinere Äste ab, die, sich immer feiner zerteilend, bis zur Adventitia der Gefäfse vordringen und hier bezw. schon in dem umliegenden Bindegewebe durch Überkreuzungen und Nebeneinanderlagerungen ihrer Fasern bei den Arterien dichtere und reichere, bei den Venen einfachere und spärlichere perivaskuläre Geflechte bilden. Aus diesen Geflechten entspringen feinste variköse Endästchen. Andersson konnte letztere bei den Arterien bis in die Media verfolgen, wo sie büschelartig oder T-förmig auslaufen sollen; über ihr weiteres Verhalten fehlen indessen sichere Beobachtungen. Mit abnehmender Weite der Gefäfse werden auch die perivaskulären Geflechte spärlicher, bis schliefslich bei den kleinen Gefäfsen und bei den Kapillaren nur noch einzelne längsverlaufene Fäserchen verbleiben, die nach kürzerem oder längerem Verlaufe plötzlich aufhören. Die viel schlankeren und zarteren

Drüsennerven biegen nach ihrer Absonderung von den gemeinsamen Stämmen in das interfollikuläre Bindegewebe ein und bilden hier ebenfalls zarte Geflechte, aus denen feinste Endfibrillen hervorgehen. Letztere gelangen bis dicht an die Follikelepithelien heran, an deren basalen Teilen sie auch bald einfach, bald mit knopfartigen Anschwellungen endigen. Das Vorkommen von Ganglienzellen in der Schilddrüse wird von Andersson und Trautmann nicht nur in Frage gestellt, sondern direkt verneint, wobei sie die entgegenstehenden Befunde von Peremeschko, Zeiſs, Sacerdotti und Crisafulli teils auf Verwechslungen mit Bindegewebszellen, teils auf Täuschungen zurückführen, die wahrscheinlich durch Silberniederschläge auf Epithelzellen hervorgerufen wurden.

Von verschiedenen Forschern, Wölfler, Capobianco, Paladino, Zielinska, L. R. Müller und Kohn, sind beim Menschen und einigen Tieren (Kaninchen und Hund) im Gewebe der Schilddrüse Bündel von quergestreiften Muskelfasern gefunden worden. In dem Falle, den Kohn beim Kaninchen beschreibt, handelt es sich sogar um einen vollständigen dünnen Muskel, der von der Seitenfläche der Cartilago cricoidea ausstrahlend gegen die mediale Konkavität der Schilddrüse verlief, und zwar dorthin, wo in der Regel gröſsere Gefäſse ein- und austreten. Ein Teil der Fasern inserierte sich schon im Bindegewebe, ein anderer Teil drang zwischen die Läppchen ein, um sich interlobulär anzuheften, ja mit feinsten Fäserchen sogar eng an die Follikel anzulagern. Der Kohnsche Fall zeigt, daſs auch bei den Tieren analoge Muskeln vorhanden sein müssen, wie solche beim Menschen unter dem Sammelnamen M. levator glandulae thyreoideae schon 1794 von Semmering beschrieben wurden, und die, wie Eisler nachgewiesen hat, teils Abspaltungen des M. cricothyreoideus (Mm. lev. thyr. anteriores), teils solche des M. thyreoideus (Mm. lev. thyreoid. lateralis) und das M. constrictor pharyngis inferior (Mm. lev. thyreoid. posteriores) darstellen. Wahrscheinlich sind auch die von den anderen Forschern gefundenen Einschlüsse von Muskelfasern nichts anderes als die letzten Ausstrahlungen eines dieser Muskeln innerhalb der Schilddrüse.

II. Epithelkörperchen (Kohn), Glandulae parathyreoideae (Sandström), Beischilddrüsen (v. Ebner).

An den dorsocranialen Wänden der dritten und vierten inneren Kiementasche entwickeln sich bei fast allen Haustieren jederseits zwei epitheliale Knötchen, die sich später vom Mutterboden loslösen und teils zur Thymus, teils zur Schilddrüse in Beziehung treten. Zwar berichten schon Virchow, Wölfler, Baber, W. Krause u. a. über das Vorkommen von ungeformtem Epithelgewebe innerhalb der Schilddrüse, doch sahen sie diese Befunde nur als gelegentliche, die Epithelhaufen selbst als embryonales bezw. auf embryonaler Entwicklungsstufe stehengebliebenes Schilddrüsengewebe an, eine Auffassung, die übrigens von einigen Histologen auch heute noch aufrecht erhalten wird. Erst die Arbeiten von Sandström und Kohn, besonders die in der Folge vorgenommenen zahlreichen und eingehenden embryologischen Untersuchungen haben über diese Frage Licht verbreitet und gezeigt, daſs es sich hier um konstant vorkommende, selbständige und von der Schilddrüse in Struktur und Ursprung verschiedene Organe handelt. Nicht zu verwechseln mit diesen Epithelkörperchen sind die sog. Nebenschilddrüsen, die durchweg aus typischem Schilddrüsengewebe bestehen, und deshalb nur versprengte Stücke dieser Drüse



darstellen. Das Vorkommen dieser Nebenschilddrüsen ist aufserdem kein regelmäfsiges; ebenso schwankend verhalten sie sich in bezug auf Gröfse, Zahl und Lage. Im allgemeinen liegen sie in der Nachbarschaft der Schilddrüse, doch fand Zuckerkandl solche auch in der Zungenbeingegend, Wölfler selbst an der Aorta.

Nach dem Vorgange Kohns unterscheidet man auf jeder Seite ein äufseres (laterales) und ein inneres (mediales) Epithelkörperchen. Obschon diese, lediglich die topographischen Verhältnisse berücksichtigende Einteilung und Benennung nicht allgemein, sondern im wesentlichen nur für die Katze und den Hund zutrifft, so erscheint es trotzdem, namentlich im Interesse einer rasch verständlichen, einheitlichen und einfachen Ausdrucksweise nicht unzweckmäfsig, dieselbe einstweilen auch für gegenwärtiges Lehrbuch beizubehalten, allerdings in dem Sinne, dafs unter dem äufseren Epithelkörperchen stets das aus der dritten, unter dem inneren stets das aus der vierten Kiementasche hervorgehende Knötchen verstanden werden soll. Ersteres würde dann der Glandule thymique, letzteres der Glandule thyroidienne der französischen Autoren entsprechen.

Das mediale Epithelkörperchen fehlt dem Schweine; es kommt hier entweder überhaupt nicht zur Anlage, oder bildet sich schon frühzeitig zurück. Bei den übrigen Tieren wird es im Verlaufe der Entwicklung zusammen mit der lateralen Schilddrüse und den anderen Derivaten der vierten Kiementasche von den Seitenlappen der medianen (eigentlichen) Thyreoidea umwachsen und mehr oder weniger in das Gewebe derselben einbezogen. Im späteren Leben liegt es jederseits an der medialen, der Trachea zugekehrten Fläche des entsprechenden Seitenlappens, beim Pferde stets, beim Rinde häufig aufserhalb, bei Schaf, Ziege, Hund und Katze in der Regel innerhalb des Schilddrüsenparenchyms. Im letzteren Falle ist dann gewöhnlich die das Epithelkörperchen umgebende Bindegewebsschicht stellenweise unterbrochen, so dafs durch diese Lücken hindurch beide Gewebsarten fast kontinuierlich ineinander übergehen.

Das laterale Epithelkörperchen liegt bei Hund und Katze am oralen Ende oder auch in der Mitte der lateralen Fläche des Seitenlappens, entweder ganz oberflächlich oder in einer muldenförmigen Vertiefung. Immer, auch dann, wenn beide Organe von einer gemeinschaftlichen Kapsel umhüllt sind, wird es von dem Gewebe der Schilddrüse durch eine Schicht von Bindegewebe abgegrenzt. Bei den Wiederkäuern und beim Schweine gelangt das laterale Epithelkörperchen überhaupt nicht bis zur Schilddrüse, sondern bleibt dauernd mit dem cranialen bis zur Carotisgabelung sich erstreckenden Ende der Thymus in Verbindung. Nach der Geburt verlieren diese Teile der Thymus durch Atrophie der dazwischenliegenden Partien nach und nach ihren Zusammenhang mit dem eigentlichen Thymuskörper und verfallen mit zunehmendem Alter einer fettigen Metamorphose. Bei erwachsenen Tieren findet man denn auch das Epithelkörperchen fast regelmäfsig innerhalb oder in der nächsten Nachbarschaft des Teilungswinkels der Carotis eingebettet, und zwar je nach dem Stadium, in welchem die Rückbildungsvorgänge eingetreten sind, bald in Thymus-, bald in Fettgewebe, bald wieder in einem Gemenge von beiden.

Beim Pferde sind die Verhältnisse in bezug auf Existenz und Lage des äufseren Epithelkörperchens noch nicht hinreichend klargestellt.

Die Form und Gröfse der Epithelkörperchen ist nach Art und Gröfse der Tiere sehr verschieden; erstere ist rund oder länglichrund, mitunter auch abgeplattet oder unregelmäfsig; der Durchmesser schwankt zwischen 0,5—10 mm, Schaper und L. R. Müller melden für das laterale Epithelkörperchen bei Mensch, Hund und Schaf ein multiples Vorkommen. Da indessen die Embryologen nirgends eine mehrfache Anlage dieses wie auch des medialen Epithelkörperchens erwähnen, so dürfte das multiple Auftreten des äufseren

Epithelkörperchens am richtigsten wohl dahin zu erklären sein, dafs das ursprünglich einfach angelegte Organ auf dem Wege nach seinem definitiven Lageort durch entgegenstrebende Gewebszüge und Gefäfse auseinandergedrängt und in mehrere Teilstücke zerlegt wird.

Im mikroskopischen Bilde heben sich die Epithelkörperchen von dem umgebenden bezw. angrenzenden Schilddrüsenparenchym durch die dunklere Färbung und die dichtere Beschaffenheit ungemein deutlich und charakteristisch ab. Ein jedes derselben bildet eine von Bindegewebssepten (Fig. 216 *s*) und einem reichlichen Netze von Kapillaren (Fig. 216 *c*) durchsetzte Zellenmasse. Die Septen, welche beim Rinde und Hunde sehr kräftig, bei jüngeren Tieren und beim Schafe dagegen aufserordentlich schwach entwickelt sind, gehen von einer dünnen Bindegewebskapsel aus und verlieren sich in dem Parenchym des Körperchens in dem Mafse, als die in ihnen verlaufenden zu- und abführenden, meist sehr dünnwandigen Gefäfse sich mehr und mehr in Kapillaren auflösen. Letztere liegen sonach stets innerhalb der Epithelmasse und zwar in unmittelbarer Berührung mit den Parenchymzellen. Sie haben ein ziemlich weites Lumen, was besonders für das äufsere Epithelkörperchen des Schafes gilt, wo sie nach Schaper geradezu ein lakunäres Aussehen annehmen können. Die Anordnung der Epithelzellen ist im allgemeinen keine regelmäfsige und typische, denn je nach der Menge, Breite und Verteilung der Bindegewebssepten und der Menge und Weite der Kapillaren erscheint das Organ bald als eine kompakte Zellmasse, bald als ein Komplex von netzartig miteinander verbundenen, mehr oder weniger breiten Zellsträngen. Kohn beobachtete auch eine läppchenförmige Anordnung der Epithelzellen. Die Zellen sind in der Regel nur undeutlich gegeneinander abgegrenzt, so dafs sie in ihrer Gesamtheit den Eindruck einer vielkernigen, zusammenhängenden Protoplasmamasse machen. Nach Schaper sollen im äufseren Epithelkörperchen des Schafes, nach Kohn im inneren Epithelkörperchen von Hund und Katze die Zellgrenzen schärfer hervortreten. Die Zellen sind dann rundlich oder polygonal und ca. 10—12 μ grofs. Der Kern dieser Parenchymzellen ist bei allen Tieren rund oder oval, bläschenförmig, ca. 4—6 μ grofs, das Protoplasma gleichartig fein und dicht gekörnt, gegen Reagentien sehr empfindlich.

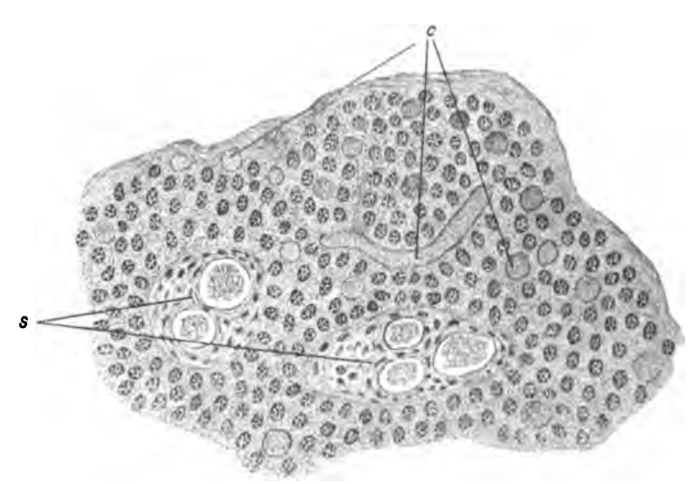


Fig. 216. Schnitt aus dem äufseren Epithelkörperchen der Katze. Sublimat. van Giesonsche Färbung. *s* Bindegewebssepten mit Gefäfsen. *c* Kapillaren.

Hinsichtlich der Nerven hat Andersson bei Mus decum. festgestellt, dafs die gröberen Nervenstämmchen den Gefäfsen entlang ziehen und auf diesem Wege teils Zweige entsenden, die für die Innervation der Gefäfse bestimmte Plexus erzeugen, teils Zweige abgeben, die in das Drüsengewebe eintreten, zwischen den Epithelzellen verlaufen und nach mehrfachen dichotomischen

Teilungen plötzlich, spitz oder knopfförmig angeschwollen, anscheinend intraepithelial endigen. Von Sandström, Kohn, Walter Edmunds, Nicolas, Schaper und L. R. Müller sind in dem äufseren Epithelkörperchen des Rindes, Hundes, der Katze und des Schafes gelegentlich Hohlräume mit einfacher, zylindrischer oder kubischer, manchmal bewimperter Epithelauskleidung und körnigem Inhalte beobachtet worden. Diese Cystenbildungen stellen jedenfalls direkte oder umgeformte Überbleibsel der mitunter persistierenden dritten inneren Kiementasche dar.

In der Nachbarschaft des äufseren und inneren Epithelkörperchens finden sich weiterhin fast regelmäfsig innerhalb der Schilddrüse oder ihr anliegend ein oder mehrere Häufchen von Thymusgewebe. Kohn bezeichnet sie als Thymuskörper und unterscheidet auch hier äufsere und innere. Der oder die äufseren Thymuskörper stammen vom cranialen Teile der eigentlichen Thymus, mit dem sie sich, wie Schmid bei einem vier Wochen alten Kätzchen nachwies, selbst noch einige Zeit nach der Geburt durch einen aus einer Reihe von Thymusläppchen bestehenden Strang verbinden können. Die inneren Thymuskörperchen sind Reste einer besonderen, aus der vierten inneren Kiementasche hervorgehenden, bei den höheren Wirbeltieren aber rudimentär bleibenden Thymusanlage. Die Thymuskörperchen setzen sich aus einem oder mehreren Läppchen zusammen, die ihrerseits die typische Sonderung in Rinden- und Marksubstanz und in letzterer wieder Hassallsche Körperchen erkennen lassen. Bisweilen enthält die Marksubstanz, so besonders bei der Katze, noch kleinere oder gröfsere, vermutlich aus Hassallschen Körperchen entstandene Cysten.

III. Die lateralen Schilddrüsen.

Wie bereits hervorgehoben, drängen die Ergebnisse der neueren entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend anatomisch-histologischen Untersuchungen immer mehr dazu, die beiden lateralen Schilddrüsen der Säuger (cf. S. 283) als nach Ursprung und Struktur selbständige, aber rudimentär bleibende bezw. sich schon während des fötalen Lebens wieder zurückbildende Organanlagen und die Verschmelzung derselben mit der medialen Schilddrüse lediglich als eine sekundäre, durch die Wachstumsvorgänge in der Halsgegend bedingte, für die Ausbildung des Schilddrüsenparenchyms aber an sich bedeutungslose Verbindung aufzufassen. Gestützt wird diese Annahme in erster Linie durch die Verhältnisse bei den niederen Wirbeltieren und bei den Vögeln. Bei den ersteren, also bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und einigen Reptilien entsprechen den lateralen Schilddrüsen rundliche, nach van Bemmelen als Suprapericardialkörper, nach Maurer als postbranchiale Körper bezeichnete, gewöhnlich aus einer Gruppe von mehreren kleinen, mit hohem, oft bewimpertem Zylinderepithel ausgekleideten, niemals aber Colloid enthaltenden Bläschen bestehende Gebilde. Dieselben schnüren sich, bald nur einseitig, bald wieder doppelseitig auftretend, dicht hinter der letzten Kiemenspalte von der ventralen Schlundwand ab, um dann dauernd an oder in der Nachbarschaft ihrer Ursprungsstelle zu verbleiben. Eine Verschmelzung dieser Organe mit der medialen Schilddrüse findet sonach bei den niederen Wirbeltieren überhaupt nicht statt; bei den Vögeln treten die mediane und laterale Schilddrüse zwar miteinander in Verbindung, die letztere erhält sich aber bei vielen Arten (Huhn, Häher usw.) während des

ganzen Lebens als ein anscheinend vollentwickeltes, möglicherweise sogar funktionsfähiges (Verdun), also durchaus selbständiges Organ, dessen vorwiegend aus Läppchen und Strängen von Epithelzellen zusammengesetztes Gewebe sich von dem der Schilddrüse wohl unterscheidet und in der Regel auch von diesem durch eine breitere oder schmälere, gefäfshaltige Bindegewebsschicht abgesondert wird. Bei anderen Arten (z. B. bei der Ente) überwiegen die Cysten und cystoiden Bildungen; das Drüsenparenchym beginnt zu atrophieren, und damit werden jene Vorgänge eingeleitet, die dann bei den Säugern zu einer mehr oder weniger vollständigen Rückbildung des Organes führen. Bei den Vögeln wie auch bei den Säugetieren entwickeln sich die lateralen Schilddrüsen scheinbar aus blindsackartigen Anhängseln der vierten Kiementasche, in Wirklichkeit gehen sie aber, wie die Untersuchungen der jüngsten Embryonalstadien lehren, ebenfalls direkt aus dem Pharynx hervor; die Vereinigung der beiden Formationen kommt erst später, und zwar dadurch zustande, dafs die zuerst erscheinende vierte Kiementasche sich ein wenig senkt und dabei die dicht neben ihr sich ausbildende Mündung der lateralen Schilddrüse mit in die Tiefe zieht (Verdun).

Wie bei den Vögeln, so zeigt die laterale Schilddrüse auch bei den Säugern in den ersten Embryonalstadien eine ausgesprochene Neigung zu Wachstum und Weiterentwicklung. In dieser Periode, die Simon als période d'activité bezeichnet, liegt sie bereits innerhalb der medialen Anlage und besteht jederseits aus einem länglichen, gangartigen Hohlraume (dem sog. Zentralkanale), dessen Lumen eine Epithelmasse von wechselnder Dicke umgibt. Zu innerst liegen eine oder auch zwei Reihen von ziemlich regelmäfsigen Zylinderepithelien, dann folgen etwas dichter und unregelmäfsig gelagerte, vielfach in Mitose befindliche, und zu äufserst endlich solche Zellen, die zu Läppchen und Strängen angeordnet sind. Zwischen den Läppchen und Strängen verlaufen Blutkapillaren. Die periphere Schicht geht entweder ununterbrochen in das umgebende Schilddrüsengewebe über oder ist, wie z. B. bei der Katze, von diesem durch einen mehr oder weniger geschlossenen Ring von embryonalem Bindegewebe abgegrenzt (Simon). Gleichzeitig bildet sich vornehmlich bei Rinds- und Schafsembryonen an der hinteren inneren Wand des Zentralkanals eine Epithelknospe, die in das Lumen hineinwächst und nach und nach beträchtlich an Umfang gewinnt. Sie besteht anfangs aus dicht nebeneinanderliegenden Zellen, später erscheinen zwischen einzelnen Zellgruppen Spalträume und geben damit der Knospe ein mehr oder weniger retikuliertes Aussehen.

In den weiteren und letzten Stadien der embryonalen Entwicklung zerfällt diese Wucherung zu einer körnigen, Zellen, Fragmente von solchen, Kerne, Kernreste, farblose Gerinnsel und homogene Schollen einschliefsenden Masse. Der Zentralkanal erweitert sich unter Abplattung seiner Wandbekleidung; die äufsere, aus Läppchen und Strängen bestehende Schicht atrophiert, verschwindet, und an ihre Stelle tritt nunmehr typisches, Follikel bildendes Schilddrüsengewebe. (Période de survivance, Simon.)

Nach der Geburt ist die laterale Schilddrüse entweder gar nicht mehr oder nur noch in Form einer weiten, vielfach und unregelmäfsig ausgebuchteten und mit einem meist einschichtigen, verschiedenartig gestalteten, zuweilen bewimperten Epithel ausgekleideten Cyste vorhanden. Im übrigen ist die Entwicklung sowie auch die Rückbildung der lateralen Schilddrüse nicht nur nach Tierart, sondern auch individuell recht verschieden. Während sie beim Schweine schon frühzeitig wieder verschwindet, restiert sie bei den übrigen Haustieren bald in beiden, bald nur in einem Lappen eine Zeitlang noch als Cyste, beim Rinde scheint sie sich in dieser Form sogar ziemlich lange zu erhalten. Die viel erörterte und auch jetzt noch umstrittene Frage, ob das Gewebe der lateralen Schilddrüse befähigt ist, typische, colloidhaltige Follikel zu erzeugen, ist meines



Erachtens für die Entwicklung und den Aufbau der eigentlichen, medianen Schilddrüse kaum von Belang. Denn erstens verbinden sich die lateralen Schilddrüsen mit der medialen Anlage erst zu einer Zeit, in der die Seitenlappen der letzteren schon ziemlich entwickelt sind, und dann ergibt sich andererseits auch aus dem blofsen Vergleiche der Massenverhältnisse beider Anlagen in demjenigen Stadium, in dem die lateralen Schilddrüsen ihre gröfste Ausdehnung erlangt haben (Période d'activité, Simon), dafs von einer wesentlichen Beteiligung der lateralen Anlagen an dem Aufbau der medialen Schilddrüse keine Rede sein kann.

Literatur zum Kapitel Schilddrüse. O. Kohlrausch, Beiträge zur Kenntnis der Schilddrüse. Müllers Archiv. 1853. — Peremeschko, Ein Beitrag zum Bau der Schilddrüse. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. 1867. Bd. 17. — W. Müller, Über die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift für Med. u. Naturw. 1871. Bd. 6. — E. Verson, Die Schilddrüse. Handbuch der Gewebelehre. Bd. 1. 1871. — Boïchat, Recherches sur la structure normale du corps thyroide. Paris 1873. — Poincarré, Sur l'innervation de la thyroide. Journal de l'anatomie et de la physiol. Bd. XI. 1875. — O. Zeifs, Mikroskopische Untersuchungen über den Bau der Schilddrüse. Inaug.-Diss. Strafsburg 1877. — E. Baber, Contributions to the minute Anatomy of the Thyroid Gland of the Dog. Philos. Trans. of the Royal Society of London. 1876. Vol. 166. — A. Wölfler, Über die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin 1880. — Derselbe, Über die Entwicklung und den Bau des Kropfes. Archiv f. klin. Chirurgie. Bd. 29. — Baber, Researches on the minute Structure of the Thyroid Gland. Phil. Trans. of the Royal Society of London 1881. Vol. 172. — Gutknecht, Die Histologie der Struma. Virchows Archiv. 1885. Bd. 49. — Streckeisen, Beiträge zur Morphologie der Schilddrüse. Virchows Archiv. Bd. 103. 1887. — Biondi, Beitrag zur Struktur und Funktion der Schilddrüse. Referat in der Berl. klin. Wochenschrift. 1888. Nr. 47. — Lupò, Contribuzione all 'istologia della tiroide Progresso med. 1888. — Sébilean, La capsule et les ligaments du corps thyroide. Soc. Anat. Paris 1888. — Waldeyer, Beiträge zur Anatomie der Schilddrüse. Berl. klin. Wochenschrift. Nr. 14. 1888. — H. v. Wyfs, Über die Bedeutung der Schilddrüse. Korrespondenzbl. für Schweizer Ärzte. 1889. 19. Jahrg., Nr. 6. — O. Langendorff, Beiträge zur Kenntnis der Schilddrüse. Archiv für Anat. u. Phys. 1889. (Supplementband.) — Lustig, Contributo alla conoscenza dell' istogenese della glandola tiroide. Lo Sperimentale 1891. — O. Andersson, Die Nerven der Schilddrüse. Verhandl. des biol. Vereins in Stockholm. Bd. 4. 1891—1892. — Biondi, Contributo allo Studio della Glandola Tiroide. Comm. fatta alla VIII. adunanza della Soc Ital. di Chir. in Roma. Roma 1892. — Crisafulli, I nervi della glandola tiroide. Bulletino mens. dell' accademia. Giornà delle sciense nat. in Catania. Nuova seria 1892. Fasc. 25. — Capobianco, Di un reperto varissimo o della presenza di fibre muscolari striate nella glandola tiroide. Boll. della società di naturalisti in Napoli. Anno 7. 1873. — Sacerdotti, Sui nervi della tiroide. Atti della R. Accademia delle scienze di Torino. 29. Bd. 1893—1894. — Andersson, Zur Kenntnis der Morphologie der Schilddrüse. Archiv f. Anat. u. Phys. 1894. Anat. Abt. — Hürthle, Beiträge zur Kenntnis des Sekretionsvorganges in der Schilddrüse. — Pflügers Archiv. 1894. — Zielinska. Beiträge zur Kenntnis der normalen und strumösen Schilddrüse des Menschen und des Hundes. Virchows Archiv. Bd. 136. 1895. — Bozzi, Untersuchungen über die Schilddrüse. Zieglers Beiträge zur path. Anatomie und allg. Pathologie. 1895. Bd. 18. — Berkley, The intrinsic Nerves of the Thyroid Gland of the Dog. John Hopkins Hospital Reports V. 4. 1895. — Poirier, Note sur les muscules élévateurs de la glande thyroide. Bull. de la société anat. de Paris. Année 70. 1895. — Trautmann, Über die Nerven der Schilddrüse. Diss. Halle 1895. — L. R. Müller, Beiträge zur Histologie der normalen und erkrankten Schilddrüse. Zieglers Beiträge zur path. Anat u. allg. Path. 1896. Bd. 19. Galeotti, Beiträge zur Kenntnis der Sekretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schildrüse. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 48. 1896. — Schmid, Der Sekretionsvorgang in der Schilddrüse. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 47. 1896. — Streiff, Über die Form der Schilddrüsenfollikel des Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 47. 1896. — Brian, L'innervation du corps thyroide. Recherches anatomiques et physiologiques. Paris 1897. — Livini, Delle terminazioni dei nervi nelle tiroide e delle fessure pericellulari nelle vesicole tiroidea. Archiv di Biol. Ann. 53. Firenze 1899. — Derselbe, Sulla distribuzione del tessuto elastico in varii organi del corpo umano. Monit. Zool. Ann. X. Firenze 1899. — Eisler, Der M. levator glandulae thyreoideae usw. Anatom. Anzeiger XVII. 1900. — Civalleri, Terminazioni nervose nella glandola tiroide.

Giorn. di R. Accad. di Torino. Anno 64. 1901. — M. Coco, Contributo all'istologia della glandola tiroide. Anat. Anzeiger 1901. — v. Ebner, Artikel: Schilddrüse in Köllikers Lehrbuch der Histologie 1903.

Literatur zum Kapitel Epithelkörperchen, Nebenschilddrüsen und laterale Schilddrüsen. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855. — Virchow, Die krankhaften Geschwülste. III. Bd. Berlin 1864/65. — Kadyi, Über akzessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1879. II. Abt. — Zuckerkandl, Über eine bisher noch nicht beschriebene Drüse in der Regio suprahyoidea. Stuttgart 1879. — Madelung, Anatomisches u. Chirurgisches über die Gland. thyr. access. Archiv f. klin. Chirurgie. Bd. 24. 1879. — Wölfler, Die Aortendrüse und der Aortenkropf. Wiener med. Wochenschrift. 1879. — Sandström, Om em ny Körtel hos menniskan och åtskilliga doggdjur. Upsala. Läkareförenings Forhandligar 1880. Analyse in Schwalbes Jahresberichten. 1880. 9. Bd. — Born, Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Archiv f. mikrosk. Anatomie XXII. Bd. 1883. — Fischelis, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Glandula thyreoidea und Glandula thymus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. XXV Bd. 1885. — De Meuron, Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Recueil zoologique suisse. 1886. T. III. — Rabl, Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prager med. Wochenschrift. 1886. Nr. 52. — Kastschenko, Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Archiv f. m. Anatomie. 1887. Bd 30. — Piersol, Über die Entwicklung der embryonalen Schlundspalten. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. 1888. — Maurer, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. 1888. Bd. XIII. — Rogowitsch, Sur les effets de l'ablation du corps thyroide chez les animaux. Archives de physiol. norm. et path. 1888. — van Bemmelen, Über die Suprapericardialkörper. Anatom. Anzeiger. 1889. — Gley, Contributions à l'étude des effets de la thyroïdectomie chez le chien. Archives de physiol. norm et path. 1892. — Derselbe. Recherches sur la fonction de la glande thyroide. Ibidem. — Derselbe, Effets de la thyroïdectomie chez le lapin. Ibid. — Derselbe, Nouvelles recherches sur les effets de la thyroïdectomie chez le lapin. Ibid. — Hofmeister, Zur Physiologie der Schilddrüse. Fortschritte der Medizin. Bd. X, Nr. 3 u. 4. 1892. — Prenant, Annotations sur le développement du tube digestif des mammifères. Journal de l'anatomie et de la physiol. 1882. — Moussu, Effets de la thyroïdectomie chez nos animaux domestiques. Comptes rendus. No. 29. 1892. — Gley, Les résultats de la thyroïdectomie chez le lapin. Archives de phys. norm et path. 1893. — Derselbe, Recherches sur le rôle des glandules thyroid. chez le chien. Ibid. — Gley et Physalix, Sur la nature des glandules thyroidiennes chez le chien. Comptes rendus 1893. — Cristiani, De la thyroïdectomie chez le rat. Archives de phys. norm et path. 1893. — Derselbe, Remarques sur l'anatomie et la physiologie des glandes et glandules thyroid. chez le rat. Ibid. — Derselbe, Des glandules thyroidiennes chez la souris et compagnol Ibid. — Nicolas, Glande et glandules thyroid. (parathyroid.) chez les Cheiroptères. Bull. de la Soc. des Sciences de Nancy. 1893. — Jakoby, Über die mediane Schilddrüsenanlage bei Säugern (Schwein). Anat. Anzeiger. Bd. X. 1894. — Hofmeister, Experimentelle Untersuchungen über die Folgen des Schilddrüsenverlustes. Beiträge zur klin. Chirurgie. Bd. XI. 1894. — Kohn, Studien über die Schilddrüse. Archiv f. m. Anat. 44. Bd. 1895. — Gley et Nicolas, Premiers résultats des recherches sur les modifications histol. des glandules thyroidiennes après la thyroïdectomie. Compt. rendus. 1895. — Jakoby, Studium zur Entwicklungsgeschichte der Halsorgane der Säuger und des Menschen. Inaug.-Diss. Berlin 1895. — Schaper, Über die sog. Epithelkörper (Gl. parathyreoideae) in der seitlichen Nachbarschaft der Schilddrüse und der Umgebung der Arteria carotis der Säuger und des Menschen. Archiv f. m. Anatomie. 1895. Bd. 45. — Blumenreich u. Jakoby, Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen für den Organismus. Berl. klin. Wochenschrift. 1896. Nr. 15. — Jakoby, Zur Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse. Anatom. Anzeiger. XII u. XIII. 1896 u. 1897. — Prenaut, Sur développement des glandes accessoires de la glande thyroide etc. Anatom. Anzeiger. XII. Bd. 1896. — Derselbe, Éléments d'embryologie de l'Homme et des Vertébrés. Organogénie. Liv. II. Paris 1896. — Groschuff. Bemerkungen zu der vorläufigen Mitteilung von Jakoby. Anatom. Anzeiger. XII. Bd. 1896. — Nicolas, Recherches sur les vésicules à l'épithelium cilié annexées aux dérivés branch. Bibliograph. Anat. Nancy 1896. — Simon, Thyroide latérale et glandule thyroidienne chez les Mammifères. Thèse de Nancy 1896. — Verdun, Des glandes satellites de la thyroide du chat et des kystes qui en dérivent. Comptes rendus. 1896. — W. Edmunds, Observation on the Thyroid and Parathyroid of the Dog. Pr. of the Phys. Soc. J. of Physiol. Vol. 20. 1896. — Kohn, Studien über die Schilddrüse. Archiv f. mikrosk.

Anatomie. Bd. 48. 1897. — Gley, Des effets de l'exstirpation des glandules chez le chien et chez le lapin. Compt. rend. 1897. — Derselbe, Sur la fonction des glandules parathyroid. Ibid. 1897. — Nicolas, Nouvelles recherches sur les glandules parathyroid. Bibl. Anatom. Nancy 1897. — Verdun, Contribution à l'étude des glandules satellites de la thyroide chez les Mammifères et en particulier chez l'Homme. Thèse Toulouse. 1897. — Derselbe, Sur les dérivés de la quatrième poche branchiale chez le chat. Comptes rendus. 1897. — Ferrari, Contribution à l'étude des glandules parathyroidiennes. Diss. Genf 1897. — Welsh, Concerning the parathyroid glands. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 32. 1897. — Verdun, Contribution à l'étude des dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. Thèse. Toulouse. 1898. — French. The thyroid gland and thyroid glandules of the dog. Journ. of Comp. Med. and Veterinary Archives. V. 22. 1900. — Benjamins, Über die Glandulae parathyreoideae. Zieglers Beiträge zur path. Anat. u. allg. Pathologie. Bd. XXXI. 1902. — v. Ebner, Artikel Beischilddrüsen in Köllikers Lehrbuch der Histologie 1903.

VII.

Die Thymus.

Von

Dr. Pflücke in Dresden.

Entwicklung der Thymusdrüse. Die Thymus entwickelt sich nach der übereinstimmenden Ansicht aller modernen Forscher in der Hauptsache aus einer Epitheleinstülpung an der ventralen Wand der dritten inneren Kiementasche. Diese Einstülpung verlängert sich jederseits schlauchförmig kaudomedial, dabei an den primitiven Carotiden entlang wachsend und diese in einer ventrolateral verlaufenden Windung umfassend. In der Medianlinie des Halses vereinigen sich beide Anlagen, dringen in den Thorax ein und wachsen hier in dem kranialen Mediastinum weiter bis zur Basis des Herzens. Die Wände der Thymusschläuche bestehen in diesem Stadium aus mehreren Reihen anfangs hoher, später sich abplattender Epithelzellen (Kölliker). Nach und nach trennt sich die dritte Kiementasche vom Pharynx, und unter allmählichem Schwinden ihres Hohlraumes rückt sie mit der Thymusanlage in die Tiefe. Aus letzterer spriefsen, sobald sie in den Thorax eingetreten ist, am Brust- bezw. unteren Halsteile beginnend und von da kranial gegen das Kopfende fortschreitend, Epithelknospen hervor, die vorerst nur aus Haufen von rundlichen oder polyedrischen, sich in lebhafter Teilung befindenden Zellen bestehen. Bald darauf verschwindet auch der Hohlraum innerhalb der Thymusanlage, die Thymusröhren bilden nunmehr zwei solide, epitheliale Stränge. Aus dem umgebenden sehr feinen, mukösen, Sternzellen und embryonale Gefäfse enthaltenden Gewebe wuchern Kapillaren in die Epithelknospen hinein, und unter gleichzeitiger Einwanderung von Lymphocyten (His, O. Hertwig, Stieda, Gulland) oder, wie Kölliker, Tourneux und Hermann, Schaffer, Prenant, Ghika und Stöhr annehmen, unter direkter Umbildung der sich stark vermehrenden und durch mehrfache Teilung verkleinernden primären Epithelzellen in Lymphocyten verwandelt sich die früher rein epitheliale Drüse in ein lymphoides Organ. Währenddessen haben sich die aus den zentralen Strängen hervorgegangenen seitlichen Knospen durch wiederholte Sprossungen vervielfältigt und von den Gefäfsen her, welche die Stränge begleiten, vascularisiert. Mit diesen Gefäfsen wächst zugleich Bindegewebe in die Knospen hinein. Auch das embryonale Zwischengewebe der Umgebung nimmt jetzt fibrillären Charakter an, und indem es in das immer mehr sich ausbreitende Thymusgewebe zahlreiche Fortsätze hineinsendet, zerfällt dieses in gröfsere und kleinere Unterabteilungen, wodurch das ganze Organ ein deutlich gelapptes Aussehen erhält. Die epithelialen Stränge innerhalb der Drüse, die Reste der ehemaligen Thymusröhren, erfahren gleichfalls eine lymphoide Umbildung, werden immer dünner und verschwinden schliefslich ganz.

Die **ausgebildete Thymus** besteht bei allen Tieren aus einem gewöhnlich unpaaren Brustteile und den beiden, je nach Tierart mehr oder weniger entwickelten, bei den Wiederkäuern und beim Schweine bis über den Kehlkopf hinaus sich erstreckenden Halslappen. Brustteil und

Halslappen zerfallen in kleinere Abteilungen, und diese wieder setzen sich aus einer Menge dreikantiger, pyramidenförmiger, bisweilen auch ganz flacher, beim Kalbe ca. 5—13 mm, bei jungen Schafen ca. 6—17 mm grofser Läppchen zusammen, die, dicht aneinandergedrängt und durch lockeres Bindegewebe zusammengehalten, sich alle um einen oder mehrere in der Drüse sich verzweigende Gefäfsstämme gruppieren.

Diese Gefäfse stammen von Ästen der Arteria mammaria interna und der Arteriae pericardiacae, bei Tieren mit weit kopfwärts reichenden Halslappen wohl auch von Zweigen der Arteria thyreoidea caudalis. Ihre feinsten Verzweigungen treten durch eine seichte, hilusartige Grube als Arteriae intralobulariae in das Innere eines jeden Läppchens, um sich hier noch weiter zu verteilen bezw. in die Endäste aufzulösen. Auf ihrem Verlaufe innerhalb der Drüse werden die Arterien von je einer Vene, einem Nerven und zwei oder mehreren Lymphstämmchen begleitet. Alle diese Gebilde liegen in demselben bezw. sind durch dasselbe lockere Bindegewebe verbunden, das auch die Läppchen aneinander befestigt, und das an der Oberfläche der ganzen Drüse eine zarte, mit wachsendem Alter sich verstärkende Adventitia bildet.

Nach von Ebner wird die Thymus von einem im allgemeinen schraubenförmig gewundenen, jedoch nicht ganz regelmäfsig verlaufenden, 1—3 mm dicken Markstrang durchsetzt, der sich mit den Läppchen durch dünnere Abzweigungen verbindet, sich ins Innere derselben fortsetzt und hier eine gegen die Peripherie ausstrahlende Markmasse bildet. Der Lage nach dürfte dieser Markstrang den oben beschriebenen, in der Thymus sich verzweigenden Gefäfsnervenstämmen entsprechen; doch ist es mir weder an Schnittserien durch gröfsere Lappen von älteren Föten oder jugendlichen Tieren, noch durch die einfache Präparation gelungen, im Verlaufe dieser Gefäfsverzweigungen aufserhalb der Läppchen typisches und strangartig angeordnetes Markgewebe nachzuweisen. Soweit ich auf Grund meiner Untersuchungen urteilen darf, können die Läppchen wohl zu gröfseren Körpern verschmelzen, sind aber im übrigen isolierte Gebilde, die in dichtgedrängter Aneinanderlagerung nur durch Bindegewebe und die vorerwähnten Gefäfsverzweigungen zusammengehalten werden.

Die Frage nach dem Vorhandensein eines Ausführungsganges der Thymus ist von den älteren Autoren vielfach erörtert worden. Simon, Ecker und His wollen einen solchen in einem schon makroskopisch erkennbaren Gang, dem sog. Zentralkanal, erblickt haben, der in spiraligen Windungen die Drüse durchziehen und durch seitliche Abzweigungen mit Hohlräumen innerhalb der Läppchen kommunizieren soll; wie indessen schon Jandrassik, Friedleben, Afanassiew, Ammann u. a. ganz richtig eingewendet haben, beruhen alle diese Wahrnehmungen zweifellos auf Täuschungen durch Kunstprodukte oder auf Verwechslungen mit Lymphgängen, Cysten und cystoiden Bildungen.

Neuerdings ist diese Frage wieder von Schambacher aufgenommen worden, freilich in einem ganz anderen Sinne und unter wesentlich abweichenden Gesichtspunkten. Schambacher fand beim Menschen, dafs die Hassallschen oder konzentrischen Körperchen durch Epithelwucherungen an den Wänden von mikroskopisch feinen Kanälen entstehen, die vorwiegend in der Markzone verlaufend bei Erwachsenen und Kindern durch Abschnürungsvorgänge in gröfsere oder kleinere Bruchstücke zer-

fallen sind, bei Föten, Neugeborenen und ganz jugendlichen Individuen dagegen sich auf weite Strecken, ja durch die Rindensubstanz hindurch, bis in das interlobuläre Bindegewebe verfolgen lassen; hier sollen sie unter beständiger Erweiterung ihres Lumens in Kanäle übergehen, deren Wandauskleidung im Gegensatz zu dem einschichtigen, zylindrischen, teilweise sogar flimmernden Epithel der Gänge in den Läppchen dicker, deutlich kubisch, ohne Flimmerbesatz ist, dafür aber zahlreiche Becherzellen enthält.

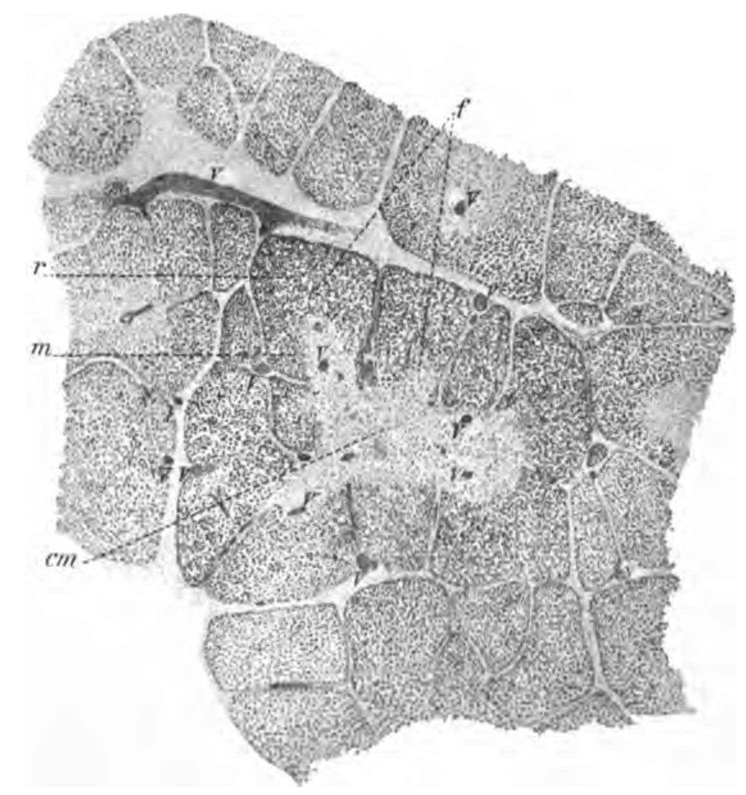


Fig 217. Thymus von einem ausgewachsenen Rindsfötus. In der Mitte ein einzelnes Läppchen. *V* Gefäfse. *f* Follikel. *m* Markschicht. *cm* zentrale Markmasse. Subl. Hämat. Eosin.

Schambacher deutet diese Kanäle als Reste von Ausführungsgängen, die ehedem, d. h. zur Zeit der epithelialen Anlage der Thymus ihren Ursprung aus jenen beiden Schläuchen nahmen, vermittels deren die embryonale Thymus mit den entsprechenden Kiementaschen in Verbindung steht. Während des epithelialen Stadiums stellt somit die Thymus eine echte Drüse dar. Bei der fortschreitenden Umwandlung des ursprünglichen Thymusgewebes in lymphoides wird dieser echte Drüsencharakter jedoch mehr und mehr verwischt, die eigentlichen Ausführungsgänge verschwinden, später auch die Reste derselben in dem interlobulären Bindegewebe, bis schliefslich beim Erwachsenen nur noch die zu Bruchstücken zerfallenen Kanäle der Marksubstanz als stete Bildungsstätten für die konzentrischen Körperchen übrigbleiben. Die Befunde Schambachers harren vorläufig noch der allgemeinen Bestätigung. Die Auffassung der epithelialen Anlage der Thymus als echte Drüse hat zweifellos mancherlei für sich; hinsichtlich der weiteren Schlufsfolgerungen aber kann ich mich Schambacher nicht unbedingt anschliefsen, namentlich erscheint mir die Deutung der konzentrischen Körperchen als Inhaltsmassen von einstigen Ausführungsgängen doch etwas absonderlich.

An der Peripherie der Läppchen wird das umgebende Gewebe (interlobuläre Bindegewebe) etwas dichter und bildet auf diese Weise eine dünne perilobuläre Kapsel. Am Hilus geht das Gewebe dieser Kapsel in das mit den Gefäfsen (Vasa intralobularia) eindringende und die Verzweigungen derselben begleitende, von Krause in seiner Gesamtheit als Septum vasculare bezeichnete Bindegewebe über. Von der Kapsel selbst treten lange, schmale Scheidewände in das Innere des Läppchens. Hierdurch wird die ganze Parenchymmasse desselben in eine Menge verschieden-, im Durchschnitt etwa 1 mm grofser, vorwiegend stumpfpyramiden-, doch auch stumpfkegel- und birnförmiger Körper zerlegt. Es sind dies die sog. Drüsenkörner oder, wie sie Jandrassik und Klein benannt haben, die Follikel (Fig. 217 *f*) der Thymus. Die obenerwähnten Scheidewände sind bindegewebiger Natur und hin und wieder durch quere Wände verbunden. Das Bindegewebe ist locker, wellig; es enthält runde oder längliche Kerne, ferner Lymph- und Blutgefäfse. Zentralwärts vermischen sich die Faserzüge der Scheidewände zum Teil mit denen des Septum vasculare. Während das spitze Ende der Follikel axial oder bei mehr rundlicher Form der Läppchen gegen den Hilus gerichtet ist, liegen ihre Grundflächen im Niveau der Kapsel und geben sich durch diese hindurch auf der Oberfläche des Läppchens dem blofsen Auge als ovale oder zumeist polygonale Felder zu erkennen. Jeder Follikel besteht aus einem feinen, zwischen den umgrenzenden Bindegewebssepten und den im Follikel verlaufenden kleinsten Gefäfsen und Kapillaren ausgespannten Retikulum und den in den Maschen des letzteren eingelagerten Parenchymzellen. In den peripheren Teilen dieses Retikulums sind die zelligen Elemente zahlreicher vorhanden und liegen hier auch dichter nebeneinander als in den zentralen; infolgedessen erscheinen die Follikel im mikroskopischen Bilde aus zwei Schichten zusammengesetzt, einer peripheren dunkleren Rinden- (Fig. 217 *r*) und einer zentralen helleren Marksubstanz (Fig. 217 *m*). Die Marksubstanzen der einzelnen Follikel werden indessen nicht allseitig von der Rindenschicht umschlossen, sondern hängen miteinander zusammen, und zwar teilweise durch Querbrücken von einem Follikel zum anderen, in der Hauptsache jedoch durch mehr oder weniger breite Markstrahlen, die durch das axiale Follikelende treten und sich alle in einer zentral gelegenen und von da zwischen die Faserzüge des Septum vasculare hinein sich ausbreitenden gemeinsamen Markmasse (Fig. 217 *cm*) vereinigen. Die Marksubstanz zeichnet sich durch das Vorkommen der später zu besprechenden Hassallschen oder konzentrischen Körperchen aus, Gebilde, welche für das Thymusgewebe charakteristisch sind und dasselbe von demjenigen anderer lymphoider Organe ohne weiteres und zugleich sinnenfällig unterscheidet.

In dem vorerwähnten, der Rinden- und Markschicht als gemeinschaftliche Grundlage dienenden Retikulum sahen die älteren Autoren ein Netzwerk feiner Fibrillen, dessen gröfseren Knotenpunkten platte Zellen aufliegen. Heute ist man zu einer anderen Anschauung gelangt und wohl im allgemeinen darüber einig, dafs die letztangeführten Zellen selbst es sind, die durch Verschmelzung ihrer Protoplasmafortsätze das Retikulum bilden. Diese Zellen haben einen runden oder ovalen, ca. 8—9 μ grofsen, bläschenförmigen Kern und einen mehr oder weniger

umfangreichen, schwach und fein granulierten, mit Eosin sich leicht rosa färbenden und sich unregelmäfsig verzweigenden Plasmaleib. Die Fortsätze sind bald dünn und schlank (Sternzellen), bald breiter und blattförmig (ähnlich den Flügelzellen Waldeyers). Nach Tourneux und Hermann soll die erste Art vorzugsweise in der Rinden-, die zweite hauptsächlich in der Markschicht vorkommen. Die Retikulummaschen der Markschicht sind weit, rundlich oder polygonal, die der Rindenschicht enger, häufig nur ein oder zwei Zellen einschliefsend (Ghika). Dort, wo die Retikula beider Schichten ineinander übergehen, gelangen diese Unterschiede indessen zum Ausgleich, so dafs keine scharfen Grenzen bestehen. Hin und wieder finden sich im retikulierten Grundgewebe, vornehmlich in dem der Markschicht, auch echte Bindegewebsfibrillen bezw. dünne, parallelfaserige Bündel von solchen mit zwischenliegenden, länglichrunden, chromatinarmen Kernen; doch ist die Menge derselben in der normalen und funktionskräftigen Drüse eine im allgemeinen recht geringe. In der Hauptsache stammen sie wohl von dem die Gefäfse begleitenden Bindegewebe ab.

Die Parenchymzellen, die in der **Rindenschicht** angetroffen werden, sind fast ausschliefslich Rundzellen vom Typus der Lymphocyten. Sie liegen hier in grofser Zahl dicht an- und übereinander, so dafs sie die Retikulumzellen wie auch teilweise die dazwischen verlaufenden Kapillaren beinahe ganz verdecken. Ihr Kern ist rund, in Sublimatpräparaten ca. 5 μ grofs; der Plasmaleib ist entweder gar nicht oder doch nur als schmaler Saum sichtbar; Kernmembran und Chromatinnetz nehmen begierig Farbstoffe auf, selbst der Kernsaft färbt sich leicht mit.

In der **Markschicht** finden sich neben diesen Rundzellen, die hier in viel geringerer Zahl vorkommen, weiter auseinanderliegen und in gefärbten Präparaten auch heller erscheinen, noch folgende Elemente:

1. Einzelne gröfsere Zellen mit rundlichem oder ovalem, öfter doppeltem Kerne und voluminösem, mit Eosin sich leicht rosa färbendem Plasmaleibe. Das Protoplasma ist feingekörnt und steht hier und da durch Fortsätze mit dem Stroma in Verbindung. Der Kern ist mitunter ganz leer, geschrumpft, seine Membran stellenweise dunkler gefärbt, körnig. Diese Zellen können Nester bilden oder sich zu mehreren Reihen aneinanderlegen und dadurch ein epitheloides Aussehen erhalten. Manchmal, so z. B. beim Kalbe, sind die einzelnen Zellindividuen in diesen Verbänden ziemlich deutlich voneinander abgegrenzt; in anderen Fällen verschwimmen die Zellgrenzen, und dann liegen die Kerne scheinbar, wie bei den später zu besprechenden Riesenzellen, in einer gemeinsamen Plasmamasse. Letztere hängt durch Fortsätze mit dem Retikulum oder mit kleinen Blutgefäfsen zusammen, färbt sich mit Eosin blafsrosa und ist bald homogen, bald feingekörnt; hier und da läfst sie wohl auch Andeutungen einer konzentrischen Streifung erkennen. Nach v. Ebner sind diese epitheloide Zellmassen als Abkömmlinge der primitiven epithelialen Anlage der Thymus anzusehen; indessen erscheint es mir nicht ausgeschlossen, dafs sie auch durch Wucherung und Vermehrung von Gerüstzellen entstehen können. Hierauf deuten namentlich Form und Gröfse der Kerne, sowie die häufig zu beobachtenden Verbindungen ihres Plasmas mit dem Stroma hin.

2. Riesenzellen. Dieselben stellen rundliche oder längliche Anhäufungen von Kernen in einer gemeinschaftlichen Plasmamasse dar. Sie können einen Durchmesser von 340 μ und darüber erreichen, gleichen im übrigen in bezug auf die Eigenschaften der Kerne und das Verhalten des Plasmas den oben beschriebenen epitheloiden Zellmassen und entstehen wahrscheinlich ebenso wie diese im fötalen Leben aus Resten der primitiven Anlage, späterhin, namentlich während der Regression der Drüse, aus den Gerüstzellen durch starke Vermehrung der Kerne ohne nachfolgende Teilung bezw. Abgrenzung des Plasmas.

In der jüngst erschienenen, ausgezeichneten Arbeit Hammars über die Histogenese und Involution der Thymus, die mir erst nach Abschlufs meiner Untersuchungen zur Kenntnis gelangt ist, finde ich meine Ansicht in bezug auf die Identität der Riesenzellen und epitheloiden Zellhaufen sowie bezüglich der Bildung beider aus Elementen des Reticulums im allgemeinen bestätigt. Hammar hat überdies festgestellt, dafs die Retikulumzellen von den Zellen der primitiven Thymusanlage abstammen, mithin epithelialer Herkunft sind. Angesichts dieser Tatsache kann es daher nicht verwundern, wenn die Retikulumzellen unter Umständen ein epitheliales Aussehen annehmen, Schichtungen und Wandbekleidungen bilden, ja sogar einen Flimmerbesatz erwerben. Die Entwicklung des Thymusretikulums geschieht dabei in folgender Weise: Zunächst treten die ursprünglich dicht aneinandergelagerten Zellen der epithelialen Anlage allmählich auseinander und verbinden sich durch Ausläufer bezw. Protoplasmafortsätze. Hierdurch erhält das Gewebe ein lockeres Gefüge. Die so gebildeten Retikulumzellen sind zufolge wiederholter Teilungen anfangs noch klein, überall gleichartig, lymphocytenähnlich. Später macht sich eine Scheidung in Rinde und Mark geltend, und zwar derart, dafs die zentralen Retikulumzellen ihre Kerne vergröfsern, protoplasmareicher werden und näher aneinanderrücken, während die Zellen der peripheren Schichten ihr mehr graciles Aussehen und ihren lockeren Verband beibehalten.

3. Eosinophile Plasmazellen, d. h. vereinzelte, hin und wieder auch in Gruppen auftretende, ei- oder birnförmige, auf dem Querschnitte runde Zellen mit rundlichem, meist sehr kleinem Kerne und ziemlich scharf umrissenem, stark eosinophilem Plasma. Der nicht selten atrophische Kern liegt gewöhnlich am abgerundeten Ende der Zelle; das Protoplasma ist fein, gewissermafsen staubförmig gekörnt und nach Ghika und Hammar konzentrisch gestreift. Charakteristisch für diese Zellen ist die intensive, im Gegensatze zu den eosinophilen Körnchenzellen stets gleichmäfsige, totale Färbung des Plasmas mit Eosin, Säurefuchsin und Aurantia. Ihr Durchmesser beträgt etwa 12—14 μ. Über ihre Herkunft weifs man noch nichts Genaues. Schaffer beschreibt sie unter den Namen „eosinophile Plasmazellen“ als eine Varietät der eosinophilen Körnchenzellen und nimmt dabei an, dafs sie aus einkernigen Leukocyten hervorgehen. Ghika betrachtet sie, da er sie manchmal von einer Endothelschicht umgeben fand, als Vorstufen bezw. Spezialformen der Hassallschen Körperchen. Nach Hammar sind sie hypertrophierte Retikulumzellen; er bringt sie mit gewissen, von ihm als myoide Zellen bezeichneten Gebilden in der Thymus der Vögel und Amphibien in Beziehung, die insofern merkwürdig sind, als ihre Fortsätze resp. auch ihr ganzes Plasma bisweilen eine ähnliche Querstreifung zeigen, wie sie an der Skelettmuskelfaser bekannt ist.

4. Hassallsche oder konzentrische Körperchen (Fig. 218, 219 u. 220). Dieselben wurden zuerst von Hassall im Blute und in fibrinösen Gerinnungen des Herzens, später von ihm auch in der Thymus gefunden. Henle belegte sie mit dem Namen ihres Entdeckers, während die andere Bezeichnung von Ecker stammt. Die Körperchen haben je

nach ihrem Alter und vielleicht auch nach ihrer Bildungsweise ein verschiedenes Aussehen. Gemeinhin kann man an ihnen einen inneren Kern und eine diesen umgebende, konzentrisch geschichtete Schale unterscheiden; doch treten die äuſseren Umrisse der letzteren nicht allenthalben deutlich hervor, sondern verschwimmen meist mit den angrenzenden Gewebselementen oder verbinden sich durch mehr oder weniger breite Fortsätze mit dem Retikulum, zuweilen mit kapillären Blutgefäſsen, ja selbst mit benachbarten Gebilden derselben Art. Sind mehrere Schichtungszentren vorhanden, dann spricht man von zusammengesetzten konzentrischen Körperchen. Die äuſsere Schale wird bei manchen dieser Körperchen von einer oder von mehreren Reihen platter, endothelartiger Zellen gebildet; bei anderen wieder setzt sie sich

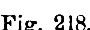



Fig. 218.



Fig. 219.



Fig. 220.

Konzentrische Körperchen. Fig. 218 vom Menschen (6 Monate altes Kind). Fig. 219 vom Schafe. Fig. 220 vom Schweine. (Nach Szymonowicz.) Fig. 219 und 220 Zeiſs Hom. Imm. $^1/_{12}$. Oc. 2. Sublimat Hämat. Eosin.

aus schmäleren und breiteren Plasmastreifen zusammen, welche den Kern in zwiebelschalenartiger Anordnung umlagern, und zwischen denen sich unveränderte oder atrophische Zellenkerne, stellenweise auch einzelne Leukocyten oder Gruppen von solchen befinden. Auch die zentrale Zone bietet selbst bei ganz jungen Formen keinen einheitlichen Anblick. Bald besteht sie aus einem Kranze wuchernder Endothelien (Fig. 218), die einen mit Leukocyten, Fibringerinnseln, Zellentrümmern oder, nach Afanassiew, auch mit roten Blutkörperchen erfüllten Hohlraum umschlieſsen, bald aus drei oder vier zu einer kompakten Masse vereinigten Zellen mit groſsen, runden oder ovalen, bisweilen schon atrophischen Kernen (Fig. 220). Mit zunehmendem Alter können die Körperchen eine hyaline, colloide oder fettige Entartung erleiden (Fig. 219), wobei sie sich nach und nach in Cysten umwandeln. Letztere besitzen dann eine gestreifte, kernarme Wand und sind entweder ganz leer oder enthalten eine colloide Substanz bezw. Fett, untermischt mit Cholestearin und Bruchstücken von Zellen. Die von Sultan beim Menschen beobachtete Verkalkung von konzentrischen Körperchen scheint bei Tieren selten resp. überhaupt nicht einzutreten. Wie die Form, so wechselt auch die Gröſse der Körperchen auſserordentlich; erstere ist rund, länglich oder auch eine unregelmäſsige und langgestreckte; letztere schwankt nach Ghika zwischen 15 und 500 μ.

Nach den übereinstimmenden Beobachtungen der verschiedensten Forscher, wie Stieda, Ammann, Prenant u. a. treten die konzentrischen Körperchen schon in sehr frühen Embryonalstadien auf; Prenant fand sie z. B. bei einem Schafsembryo von 28 mm Nackensteiſslänge, dessen

Thymus noch rein epitheliale Struktur zeigte. Recht zahlreich treten sie in der ersten Periode der Rückbildung der Thymus auf; später nehmen sie wieder an Zahl ab, ohne jedoch, wenigstens solange noch Teile der Marksubstanz erhalten bleiben, ganz zu verschwinden. Ich konnte sie z. B. noch in einer bereits stark verfetteten und nur noch Reste von Thymusgewebe enthaltenden Drüse einer ca. 10—12 Jahre alten Kuh antreffen. Über ihre Ursprungs- und Bildungsweise ist zwar aufserordentlich viel geschrieben und gestritten worden, aber zu einer einheitlichen Auffassung ist man bisher noch nicht gelangt. Die überwiegende Mehrzahl der Autoren stimmt mit Stieda dahin überein, dafs die Körperchen sich aus Zellen bezw. Zellenhaufen bilden, die von der ursprünglichen epithelialen Thymusanlage abstammen. Nach Afanassiew entstehen sie aus den kleinen, insbesondere venösen und kapillaren Blutgefäfsen infolge von Wucherungen der Endothelien, wobei die Gefäfse verstopft und gleichzeitig durch Abschnürungsprozesse von verschiedenem Umfange in kleinere oder gröfsere Abschnitte zerfallen. Ammann endlich neigt dahin, dafs zur Bildung der konzentrischen Körperchen nur Retikulumzellen und Lymphkörperchen verwendet werden. Ghika und Mettenheimer suchen zwischen diesen Theorien zu vermitteln, indem beide sich für eine mehrfache Bildungsweise aussprechen. Nach Ghika sind es sowohl die Gerüstzellen als auch die Epithelreste der primären Thymusanlage, nach Mettenheimer die verschiedensten in der Thymus vorkommenden Zellformen, die den Anstofs zur Bildung eines konzentrischen Körperchens geben können. Nach meinem Dafürhalten ist eine Entstehung von konzentrischen Körperchen aus kleinen Blutgefäfsen und Kapillaren, wie sie Afanassiew annimmt und beschreibt, nicht von der Hand zu weisen. In mikroskopischen Präparaten aus der Thymus, namentlich der in Rückbildung begriffenen, stöfst man hier und da auf Bilder, die für eine derartige Bildungsweise sprechen. Hierher gehören besonders diejenigen Körperchen, deren Zentrum aus einem Ring wuchernder Endothelien besteht und die zuweilen reihenweise nebeneinanderliegen. Auch in dem Lehrbuche von Simonowicz findet sich ein solches Körperchen abgebildet. Nur meine ich, dafs diese Bildungsweise nicht die vorwiegende oder gar ausschliefsliche ist. Die Hauptmasse der Körperchen, und zwar der typischen, entwickelt sich zweifelsohne aus einem rein zelligen Grundgewebe. In der epithelialen, wie überhaupt noch unfertigen Thymus geschieht dies wahrscheinlich direkt aus den ursprünglichen Epithelien, späterhin aus jenen epitheloiden Zellmassen, die, wie oben schon angedeutet wurde, durch Wucherung von Retikulumzellen entstehen.

Das Vorstehende war bereits niedergeschrieben, als ich die mehrfach erwähnte Arbeit Hammars in die Hände bekam. Ich bedauere, hier die Hammarschen Untersuchungen nicht eingehender würdigen zu können, und zwar um so mehr, als sie gerade in die Streitfrage über die Herkunft und Entstehung der konzentrischen Körperchen viel Licht und Aufklärung bringen. Auch Hammar ist zu dem Ergebnisse gelangt, dafs die konzentrischen Körperchen aus dem Retikulum hervorgehen, und da weiterhin nach seinen Beobachtungen die Entwicklung der letzteren aus dem Gewebselemente der embryonalen Thymus aufser jedem Zweifel stehe, so dürfte der Gegensatz zwischen den beiden hauptsächlichsten Lehrmeinungen über die Bildungsweise der Hassallschen Körperchen — einerseits aus Resten der epithelialen Anlage, anderseits aus Gerüstzellen — nunmehr endgültig gelöst und zu einem befriedigenden Ausgleich gebracht sein. Somit blieb, abgesehen von der Seite 298 angedeuteten ziemlich isoliert stehenden Schambacherschen Erklärung, als strittiger Punkt



eigentlich nur noch die von Afanassiew aufgestellte Gefäfstheorie. Hammar erkennt diese nicht an. Wie oben schon bemerkt, habe ich Umformungen von kleinen und kleinsten Gefäfsen zu Gebilden, die auf dem Querschnitte einige Ähnlichkeit mit konzentrischen Körperchen haben, bisweilen in meinen Präparaten beobachtet, wenn auch nicht sehr häufig und dann vorzugsweise während des regressiven Stadiums der Thymus. Überdies haben diese Erscheinungen, sobald man ihnen eine speziellere Bedeutung nicht beimifst, sondern sie lediglich als das auffafst, was sie tatsächlich auch sind, nämlich als blofse Zeichen einer Gefäfsobliteration, für die Thymus, als ein Organ, bei dem schon relativ früh Rückbildungsprozesse einsetzen, nichts Ungewöhnliches und unbedingt Eigentümliches mehr. Um den Begriff der konzentrischen Körperchen schärfer zu umgrenzen, könnte man daher dem Vorgange Monguidis folgen, d. h. jene fraglichen Prozesse an den Gefäfsen hiervon ganz ausnehmen und als echte Körperchen nur solche Formationen gelten lassen, die, insoweit noch erkennbar, aus rein zelliger Grundlage entstanden sind. Eine einheitliche und genaue Begriffsfassung gerade in diesem Punkte tut aber herzlich not.

Aufser den oben beschriebenen Zellen und Zellformationen finden sich noch in der Thymus mehr oder weniger konstant, bald auf die Rinden-, bald auf die Marksubstanz, bald auf beide Zonen zugleich verteilt: freie rote Blutkörperchen, rote kernhaltige Blutzellen (Schaffer), Granulazellen mit basophilen (Prenant, Watney, Schedel) und solche mit acido(eosino)philen Körnchen. Auf das Vorkommen von eosinophilen Körnchenzellen in der menschlichen Thymus hat zuerst Schaffer aufmerksam gemacht, doch unterliegt es nach den Beschreibungen und Abbildungen, die Afanassiew in der unten zitierten Arbeit*) gibt, keinem Zweifel, dafs sie dieser Forscher, der sie als Pigmentzellen beschreibt, schon früher bei Menschen und Tieren, vornehmlich in der Thymus des Igels und in der Winterschlafdrüse der Fledermaus beobachtet hat. Ich konnte eosinophile Körnchenzellen in der Thymus sämtlicher der von mir untersuchten Tiere (Hund, Schwein, Schaf und Rind) und zwar teils zerstreut, teils in Nestern liegend, sowohl in der Rinden- wie Markzone nachweisen. Auch in den Gefäfsen, ja selbst im interfollikulären Bindegewebe kommen sie vor. Sie sind gewöhnlich rundlich bis oval, seltener eiförmig (Schwein), 7—12 μ grofs, dicht gekörnt, die Körnchen sehr klein und zumeist gleichmäfsig über das ganze Protoplasma verteilt. In der fötalen und entwickelten Drüse finden sie sich nur spärlich, während der ersten Stadien der Rückbildung der Thymus dagegen in ganz auffallenden Mengen.

Blutgefäfse. Die eingangs erwähnten Arteriae intralobulariae spalten sich, sobald sie durch den Hilus in die Läppchen gelangt sind, in mehrere Äste, die in die Follikel eintreten und sich dann, nachdem sie Zweige an die Marksubstanz abgegeben haben, in der Rindensubstanz in ein Netz von Kapillaren auflösen. Die Maschen dieses Netzes sind ziemlich grofs und radiär nach aufsen gerichtet. Aus diesem radiären Kapillarnetz geht nach v. Ebner ein zweites engmaschiges Netz von weiten Kapillaren hervor, welches die ganze Oberfläche der Rinde überzieht. Aus dem radiären Kapillarnetze entstehen Venen, die im Marke neben den Arterien dahinziehen und schliefslich wohl zu einer Vena intralobularis zusammenfliefsen, während die aus dem oberflächlichen, engmaschigen Kapillarnetze sich bildenden Venen zumeist in interlobulär, teilweise wohl auch in interfollikulär verlaufende Venen übergehen. Letztere münden ebenfalls in die interlobulären Venen, doch existieren anscheinend auch Venen-

*) B. Afanassiew, Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XIV., 1877.



stämmchen bezw. Äste von solchen, die sich, dem Verlaufe der Bindegewebssepten folgend, in die zentrale Marksubstanz des Läppchens hineinsenken und hier Verbindungen mit den Markvenen eingehen. Nach His verlaufen in den interfollikulären Septen auch einzelne Arterien. Von diesen treten, wie ich bestätigen kann, Ästchen in die Rindenzone, durchziehen diese in querer und schiefer Richtung und tragen wahrscheinlich an der Innenseite der Rinde zur Bildung des radiären Kapillarnetzes bei.

Die Wurzeln der **Lymphgefäfse** bilden im Innern der Follikel, insbesondere der Rinde, ein Netz wandungsloser Hohlräume, aus denen Bahnen entstehen, die wahrscheinlich die Kapillaren umscheiden und die ihre Lymphe wieder in sinusartige, interfollikulär oder auch interlobulär gelegene Lymphgefäfse ergiefsen. Letztere sind meist viel weiter als die sie begleitenden Venen, unterscheiden sich aber von diesen durch den Mangel an Klappen und Muskelfasern. Die Abflufsbahnen der Lymphe sind im übrigen nur ungenügend erforscht.

Die **Nerven** begleiten die Blutgefäfse in all ihren Verzweigungen und umgeben sie mit feinen Geflechten. Hier und da lösen sich aus diesen Geflechten feinere Fäserchen los, die in die Marksubstanz eindringen und dort mit leichten Anschwellungen endigen (Bovero).

In der Thymus, besonders in der Marksubstanz, finden sich bisweilen, wie Ramak, Watney, Capobianco, Chiari u. a. bei der Katze und einigen anderen Tieren feststellen konnten, kleinere oder gröfsere Cysten, deren Wände aus einem kubischen oder zylindrischen, häufig bewimperten Epithel bestehen.

Rückbildung. Nach einer Periode physiologischer Tätigkeit, die wahrscheinlich schon während des fötalen Lebens beginnt und noch einige bezw. mehrere Monate nach der Geburt andauert, tritt die Thymus in das Stadium der Rückbildung. Diese letztere geht ziemlich langsam vor sich und besteht in einer allmählichen Umwandlung des Drüsenparanchyms in Fettgewebe. Der Zeitpunkt, innerhalb dessen der Schwund deutlich bemerkbar wird, ist nicht nur nach Tierart recht verschieden, sondern unterliegt auch grofsen individuellen Schwankungen. Dabei verschwindet die Drüsensubstanz zunächst im Halsteile der Thymus, hierauf, und zwar erst um vieles später, im Brustteile. Am frühesten erfolgt die Thymusrückbildung beim Hunde: nach Baum schon in den ersten zwei bis drei Lebensmonaten*). Bei der Katze tritt der eigentliche Schwund zwischen dem sechsten und zwölften Lebensmonat, bei Schaf und Ziege und beim Schweine wahrscheinlich zwischen dem ersten und zweiten Lebensjahre, vielleicht auch noch später, beim Rinde dagegen erst zwischen dem vierten und sechsten Lebensjahre (Verf.) ein. Bei diesem Tiere erhalten sich Thymusreste bis ins späteste Alter. Beim Pferde soll die Thymus schon in einem Alter von 2—2½ Jahren vollständig oder doch bis auf kaum wahrnehmbare Reste geschwunden sein (Ellenberger-Baum: Anatomie der Haussäugetiere).

Über die histologischen Verhältnisse der Thymusrückbildung bei den Haustieren liegen nur wenige Arbeiten vor, und auch diese behandeln den Gegenstand nur ganz beiläufig. Nach meinen Beobachtungen, die sich vorzugsweise auf die Thymus des Rindes, z. T. auch auf die des Schweines und der kleineren Wiederkäuer erstreckten, bin ich geneigt, hierbei zwei Stadien zu unterscheiden: ein Vor- oder Übergangsstadium und das Stadium des eigentlichen Schwundes, der Verfettung der Thymussubstanz. Während des Vorstadiums verlieren die Follikel mehr und mehr ihre scharfen Umrisse, die Ränder werden zackig, teilweise selbst buchtig. Im übrigen sind aber die Form- und Struktureigentümlichkeiten des Parenchyms noch völlig unverändert. Kennzeichnend für dieses Stadium ist die geradezu überraschende Menge von eosinophilen Körnchenzellen sowohl in der Rinden- und Marksubstanz als auch im interfollikulären und interlobulären Bindegewebe. Anscheinend bilden sich diese Zellen aus den Lymphocyten der Rinden- und Markschicht, ohne dafs ein Ersatz für diese erfolgt. Jedenfalls müssen sie mit der freilich anfänglich weniger in die Augen springenden Verminderung der Thymuszellen, insbesondere der Rindenzellen, in irgend-

*) Hammar bestreitet dies. Nach ihm beginnt die Altersinvolution beim Hunde normalerweise erst nach Ablauf des zweiten Lebensjahres. Die von Baum beschriebenen Fälle hält er für Erscheinungen einer infolge Schwächung des Organismus hervorgerufenen accidentellen Involution.

welchem Zusammenhang stehen. Auch hinsichtlich der epitheloiden Zellanhäufungen, Riesenzellen und konzentrischen Körperchen scheint eine Vermehrung stattzufinden. Das erste Stadium der Involution beginnt beim Rinde am Ende des ersten bezw. mit Anfang des zweiten Lebensjahres. Der Strukturzerfall und die Verfettung der Thymussubstanz setzen erst im zweiten Stadium ein. Hierbei verbreitern sich die interlobulären und interfollikulären Bindegewebssepten um ein beträchtliches; Bindegewebszüge dringen von verschiedenen Richtungen her in die Läppchen und Follikel, zerlegen sie und drängen die einzelnen Teile in Form kleinerer oder gröfserer Parenchyminseln auseinander. Währenddessen haben die Wände der sowohl in den Bindegewebssepten als auch in den Drüsenresten verlaufenden, ursprünglich dünnwandigen Gefäfse durch Vermehrung ihrer Muskelelemente eine erhebliche Verdickung erfahren. Die Gefäfse werden spärlicher. Zugleich erfolgt in den Interstitien des Bindegewebes unter fortschreitender Zunahme desselben eine reichliche Ablagerung von Fettzellen, wobei die Drüsenreste sich immer mehr verkleinern, weiter auseinanderrücken und nunmehr von breiten, gefäfsarmen Zügen von Fettgewebe getrennt werden (Fig. 221). Die Parenchyminseln selbst bestehen bis zuletzt vorwiegend aus den Elementen des ursprünglichen Thymusgewebes; Rinden- und Marksubstanz sind zwar noch durch die dunklere oder hellere Färbung ihrer Zellen unterscheidbar, zeigen aber eine ganz unregelmäfsige, atypische Lagerung zueinander. Hier und da ziehen durch das Parenchym zarte, miteinander anastomosierende Bindegewebsfäserchen, stellenweise netzartige Geflechte bildend, deren Maschen je zwei oder drei Rundzellen einschliefsen. Daneben finden sich auch junge Bindegewebszellen, ferner epitheloide Zellen sowie Anhäufungen von solchen, auch Riesenzellen und konzentrische Körperchen, letztere selbst bei sehr alten Tieren. Im allgemeinen treten jedoch im Gegensatze zu der sich rückbildenden Thymus des Menschen bei den Haustieren (Rind) die spindelförmigen und epitheloiden Elemente nicht so in den Vordergrund.

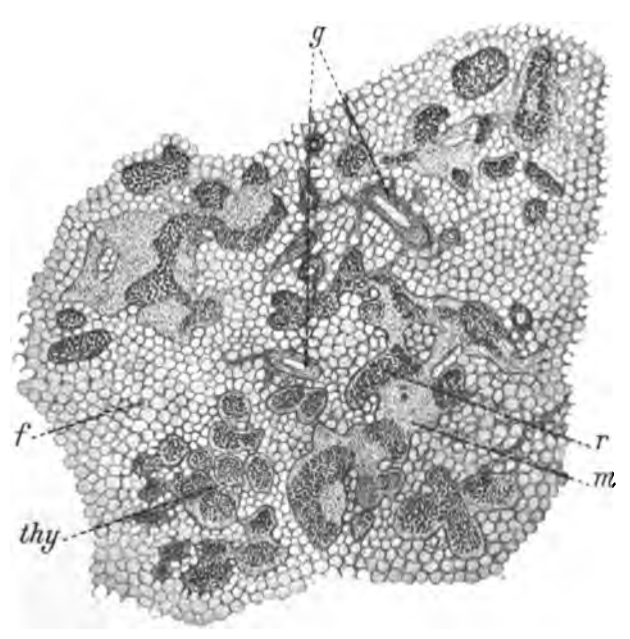


Fig. 221. Thymus einer ca. 13jährigen Kuh im Stadium der Rückbildung. Zeifs Oc. 2. Obj. A (nach Entfernung der Frontlinse). Sublimat, v. Giesonsche Färbung. *f* Fettgewebe. *thy* Thymusdrüse. *r* Rindenschicht. *m* Markschicht. *g* Gefäfse.

Der von Hammar geschilderte Befund bezüglich der Altersinvolution beim Menschen, bei der Katze und Ratte, beim Rinde, Hunde und Kaninchen weicht von der oben gegebenen Darstellung in manchem ab. Die wesentlichen Differenzpunkte lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dafs nach Hammar die Atrophie des Thymusparenchyms nicht durch einwucherndes Bindegewebe, sondern lediglich durch innere Prozesse erfolgt. Diese bestehen in einer Rarefizierung (Verminderung) der Leukocyten durch Auswanderung derselben, sowie in einem scholligen Zerfall vereinzelter oder Gruppen von Retikulumzellen. Bei der Katze, noch mehr aber beim Hunde, kommt es aufserdem zu Degenerationen gröfserer oder kleinerer Bezirke des Parenchyms, die zur Entstehung von epithelgekleideten Hohlräumen führen. Hammar bezeichnet diesen Vorgang als Sequesterbildung. Ich möchte hierzu bemerken, dafs ich beim Schweine ebenfalls Hohlräume beobachtet habe, die eventuell durch eine solche Sequestration entstanden sein konnten. Eine Neubildung von Bindegewebe findet nach Hammar bei der Involution nicht statt. Nach seinem Dafürhalten ist die Vermehrung dieses Gewebes lediglich bedingt durch eine Retraktion des Bindegewebes um den durch innere Veränderungen verminderten Lobulus resp. um die Gefäfse desselben. Hammar unterscheidet zwischen einer allmählich fortschreitenden, um ein gewisses Alter ein-

setzenden Altersinvolution und einer accidentellen Involution, die, durch allgemeine Ernährungsstörungen (Krankheit, Gifte, Hunger, Anstrengung) verursacht, auf jeder Altersstufe und unter Umständen relativ schnell die Thymus ergreifen kann. Bei der accidentellen Involution handelt es sich in der Hauptsache um eine Verkleinerung der Lobuli bezw. des ganzen Organes durch vermehrte Ausfuhr von Lymphocyten bei verringerter bezw. vollständig aufgehobener Neubildung solcher Zellen. Degenerationen (körniger oder scholliger Zerfall von Reticulumzellen) treten erst spät und dann nur in mäfsigem Umfange, Fettumbildungen überhaupt nicht ein. Aus diesem Grunde ist auch eine Wiederherstellung des Organes bei Eintritt normaler Ernährungsverhältnisse möglich. In bezug auf die Altersinvolution sei noch erwähnt, dafs erhöhte Geschlechtstätigkeit dieselbe beschleunigt, Kastration sie erheblich verzögert. Die hierauf bezüglichen Arbeiten von Calzolari (Recherches expérimentelles sur un rapport probable entre la fonction du thymus et celle des testicules. Arch. Ital. de Biol. T. 30. 1898), Hendersson (On the relationship of the thymus to the sexual organs. The Journal of Physiology. Vol. 31. 1904) und Paton (The relationship of the thymus to the sexual organs. The Journal of Physiol. Vol. 31 u. 32. 1904) waren mir leider nicht zugänglich, und ich kann sie daher an dieser Stelle nur nach den Angaben Hammars mitteilen.

Literatur. C. Krause, Vermischte Beobachtungen und Bemerkungen. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. v. J. Müller. 1837. — J. Simon, A physiological Essay on the thymus gland. London 1845. — Ecker, Blutgefäfsdrüsen. Handwörterbuch der Physiol. v. R. Wagner. Bd. 10. 1853 — Remak, Entwicklungsgeschichte. — Henle, Handbuch der syst. Anatomie des Menschen. — A. H. Hassall, Mikroskop. Anatomie des menschl. Körpers. Übersetzt v. Kohlschütter. 1852. — Jandrassik, Anatom. Untersuchungen über den Bau der Thymusdrüse. Sitzungsberichte der kaiserl. Akad. der Wissenschaften. 1856. Bd. XXII. — Friedleben, Die Physiologie der Thymusdrüse usw. Frankfurt a. M. 1858. — Günsburg, Notiz über die geschichteten Körper der Thymus. Zeitschrift f. klin. Medizin. 1857. — Berlin, Etwas über die Thymusdrüse. Archiv f. die holländ. Beiträge zur Natur- u. Heilkunde. Bd. I. 1858. — His, Über die Thymusdrüse. Verhandl. der Naturf. Gesellschaft in Basel. 1860. — Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. X u. XI. Leipzig 1860—62. — Paulinsky, Disquisitiones de stratis glandulae Thymi corpusculis. Halis 1863. — Fleischl, Über den Bau einiger sog. Drüsen ohne Ausführungsgang. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wiss. Bd. LX, 2. Abt. 1869. — Klein, Die Thymusdrüse. Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. S. Stricker. 1. Bd., Kap. IX. — C. Krause, Handbuch der menschl. Anatomie. 1876. — B. Afanassiew, Über die konz. Körper der Thymus. Archiv f. m. Anatomie. XIV. 1877. — Derselbe, Weitere Untersuchungen über den Bau u. die Entwicklung der Thymus. Archiv f. m. Anat. Bd. XIV. 1877. — His, Anatomie menschl. Embryonen. 1880—85. — Derselbe, Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Archiv f. Anat. u. Phys. 1881. — Stieda, Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, gl. thyreoidea u. gl. carotica. Leipzig 1881. — A. Ammann, Beiträge zur Anatomie der Thymusdrüse. Diss. Basel 1882. — Watney, The minute Anatomy of the Thymus. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London. CLXXII. 1882. — Schedel, Zellvermehrung in der Thymusdrüse. Archiv f. m. Anat. 1885 Bd. XXIV. — Monguidi, Sulla ghiandola timo. Ricerche di anatomia normale. Parma 1885. — His, Anatomie menschl. Embryonen und über den Sinus praecervicalis u. die Thymusanlage. Archiv f Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1886. — Tourneux et Hermann, Thymus. Anatomie, histologie, développement, physiol. Dict. enc. des sc. méd. 1887, 3e série t. XVII. — Dieselben, Sur l'évolution histologique du thymus chez l'embryo humain et chez les mammifères. Comptes rendus. 1887—88. — Mall, The branchial clefts of the Dog with special reference to the origine on the thymus gland. Stud. from the biol. Lab. John Hopkins Univers. Baltimore 1888. — His, Schlundspalten und Thymusanlage. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Leipzig 1889. — Cuénot Etude sur le sang et les glandes lymphatiques. Archives de zool. exp. 2e série. 1889. —, F. Capobianco, Della natura dei corpuscoli di Hassall. Contribuzioni alle conoscenze morfologiche del timo. Boll. d. Soc. dei naturalisti di Napoli. 1893. — Waldeyer, Die Rückbildung der Thymus. Sitzungsberichte der Königl. Preufs. Akad der Wissenschaften zu Berlin. 1893. — Baum, Die Thymusdrüse des Hundes. Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin. Bd. XVII. 1891. — Capobianco, Contribuzioni alla morfologia del timo. Giornale dell' ass. dei naturalisti e medici Napoli. 1891 A. 2. — J. Schaffer, Über das Vorkommen eosinophiler Zellen in der menschl Thymus. Zentralblatt für die med. Wissensch. 1891. XXIV. — Derselbe, Über den feineren Bau der Thymus: Vorl. Mitt. Sitzungsberichte der math. naturw. Klasse der k. Akademie der Wiss. zu Wien. Bd. CII. 1883. — Prenant, Contribution à l'étude du développem. organique et histol. du thymus, de la glande thyroide et de la glande

carotidienne. La cellule. 1894. — Board, The development and probable Function of the Thymus. Anatom. Anzeiger. IX. Bd., Nr. 15. 1894. — H. Chiari, Über Cystenbildung in der menschlichen Thymus. Zeitschr. f. Heilkunde. 1894. XV. — S. Tarulli e Marchesini, Ricerche istol. sul. timo. Bull. della società Lanc. di ospedali di Roma. Anno 14. 1895. (War mir nicht zugänglich.) — Versari, Le arterie timiche nell' uomo ed in altri mammiferi. Loro rapporti con le arterie tiroidie. Bull. Soc. Lanc. di Osp. di Roma. Anno 17. 1897. (War mir nicht zugänglich.) — G. Sultan, Beitrag zur Invol. der Thymusdrüse. Virchows Archiv. Bd. 144. 1896. — Renant, Traité d'histologie t. II 1. Paris 1897. — Lochte, Zur Kenntnis der epithelialen Umwandlung der Thymus. Zentralblatt für allg. Path. u. path. Anatomie. Bd. X. 1899. — A. Bovero, Sui nervi della ghiandola timo. Giorn. R. Acad. Med. Torino. Anno 62, Nr. 4. 1899. — G. Jossifow, Zur Frage über die Nerven der Gl. thymus beim Menschen. Diss. Charkow. 1899. — Ch. Ghika, Etude sur le thymus. Thèse. Paris 1901. — Schambacher, Über die Persistenz von Drüsenkanälen in der Thymus. Virchows Archiv. Bd. 172. 1902. — M. Marvey, Contribution à l'étude du thymus. Thèse. Lyon 1901. (Bezieht sich nur auf die menschliche Thymus). — v. Ebner, Artikel Thymus in Köllikers Handbuch der Gewebelehre. 3. Bd. 1903. — Wallisch, Zur Bedeutung der Hassallschen Körperchen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 63. 1903. — Lewis, Observations upon the distribution and structure of haemolymph glands in Mammalia and Aves, including a preliminary note on the thymus. Journal of Anat. and Physiol. Vol. 38. 1904. — Hammar, Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anatom. Anzeiger. Bd. XXVII, Nr. 1—3. 1905. — Stöhr, Über die Thymus. Vortrag. 1905.

VIII.

Nervengewebe und peripheres Nervensystem.

Von

Dr. Rubeli,

Professor in Bern.

Allgemeines.

Die wesentlichen Elemente des Nervensystems sind die Nervenzellen und die Nervenfasern. Ihnen gesellt sich im Zentralnervensystem die aus den Neurogliazellen und ihren Ausläufern bestehende Stütz- und Hüllsubstanz zu. Aufserdem ist sowohl im Zentralnervensystem wie auch im peripherischen das eigentliche Nervengewebe von besonderen Hüllen umgeben, die aus Bindegewebe aufgebaut und zum Teil mit aufserordentlich zahlreichen Blutgefäfsen versehen sind.

Nervenzellen.

Die Nervenzellen, auch Nervenkörper oder Ganglienzellen bezeichnet, liegen zumeist an bestimmten Stellen in Gruppen zusammen geordnet; äufserlich zeigen sich diese Gruppen als in die Nerven eingelagerte spindelförmige, kugelige oder zylindrische Körper, Ganglia.

Alle Nervenzellen besitzen Fortsätze. Letztere werden entweder als Achsenzylinder- oder als Protoplasmafortsätze bezeichnet. Die Protoplasmafortsätze zeichnen sich gewöhnlich durch ihre bedeutende Dicke beim Austritt aus der Zelle und ferner ihre unmittelbar nach dem Austritt beginnende, meist baumförmige, hie und da aufserordentlich starke Verzweigung aus. Im Gegensatz hierzu ist die Dicke der Achsenzylinderfortsätze beim Austritt aus der Nervenzelle geringer und manchmal auf lange Strecken gleichmäfsig, ihre Verzweigung eine sehr verschiedene. Einzelne Achsenzylinderfortsätze verlaufen bis an ihr Ende ungeteilt, andere geben nur feine Seitenästchen von der Hauptfaser ab, und noch andere können sich zu einem Geflecht auflösen.

Einteilung der Nervenzellen. Die Nervenzellen kann man einteilen in unipolare, bipolare und multipolare. Apolare oder fortsatzlose Nervenzellen sind nur vorübergehend, während der Entwicklung des Nervengewebes, vorhanden. Allerdings kann man an mikroskopischen

Präparaten scheinbar apolare Zellen zu sehen bekommen, allein Serienschnitte oder Zupfpräparate lassen erkennen, dafs die betreffenden Zellen an Stellen durchgeschnitten wurden, wo keine Fortsätze waren.

Die unipolaren Nervenzellen finden sich in der Riechschleimhaut des Menschen und der Tiere, ferner im Sympathicus der Amphibien. Auch die Zellen in den Spinalganglien der Säuger sind mit einem einzigen Fortsatz versehen, der sich jedoch in verschieden weiter Entfernung von seinem Ursprung aus der Zelle in zwei entgegengesetzt verlaufende Fasern

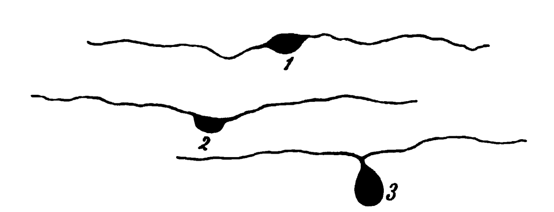


Fig. 222. Umwandlung einer bipolaren in eine scheinbar unipolare Ganglienzelle nach His. (Aus Ellenberger-Günther.)

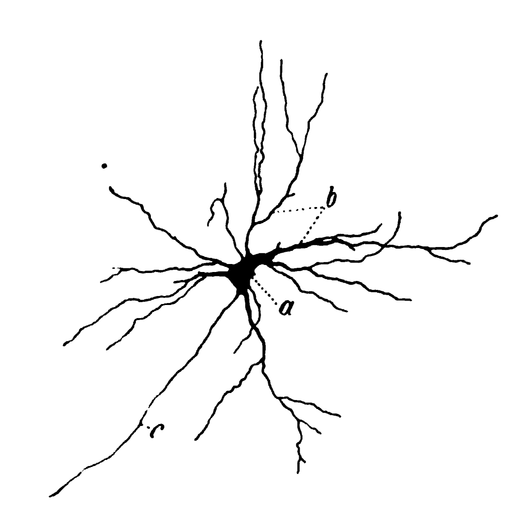


Fig. 223. Multipolare Ganglienzelle, Deitersscher Typus. (Aus Ellenberger-Günther.) *a* Zelle. *b* Dendriten. *c* Neurit.

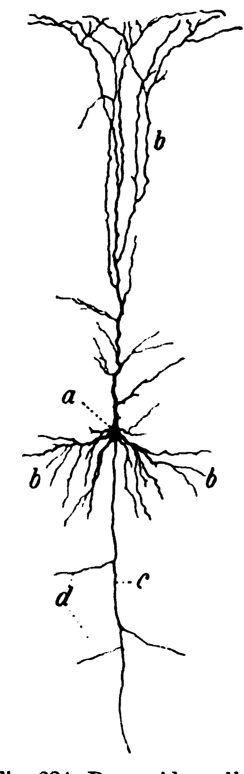


Fig. 224. Pyramidenzelle aus dem Grofshirn. Deitersscher Typus. (Nach Ellenberger-Günther.) *a* Zelle. *b* Dendriten. *c* Neurit. *d* Kollateralen.

teilt. Ranvier bezeichnete diese Teilung T-förmig, und His wies nach, dafs die zugehörigen Nervenzellen ursprünglich bipolar waren und später durch das Zusammenrücken der beiden Fortsätze an eine und dieselbe Stelle der Zelle unipolar werden. (S. Fig. 222.)

Bipolare Zellen sahen zuerst R. Wagner und Robin in den Spinalganglien der Fische, ferner Corti im Ganglion spirale nervi cochleae. Zu ihnen gehören auch, wie soeben angegeben, die Spinalganglienzellen der Säuger. Sie finden sich ferner im Zentralnervensystem und in den

Ganglien des Sympathicus. Sie lassen im allgemeinen mehr oder weniger deutliche Spindelform erkennen.

Die am zahlreichsten vertretenen multipolaren Zellen besitzen verschiedene Arten von Fortsätzen und lassen sich in zwei Hauptgruppen einteilen:

1. Zellen mit einem langen Nervenfortsatz, sog. Deitersscher Typus oder I. Typus von Golgi. (S. Fig. 223 und 224.)

2. Zellen mit kurzem Nervenfortsatz, d. h. wo sich der Nervenfortsatz kurz nach seinem Ursprunge in ein feines Netzwerk auflöst, sog. II. Typus von Golgi.

Die multipolaren Zellen sind besonders stark entwickelt im Ventralhorn des Rückenmarks, ferner im Grofshirn und Kleinhirn und geben manchmal zwei oder drei oder sogar noch mehr Neuraxonen ab.

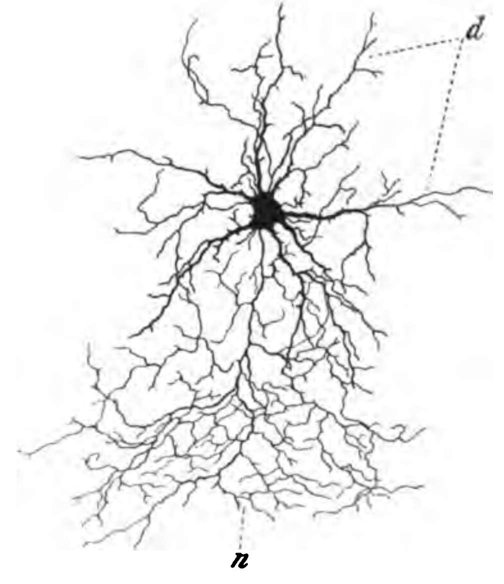


Fig. 225. Multipolare Ganglienzelle, Golgischer Typus. (Aus Ellenberger-Günther.) *n* Neurit, stark verzweigt. *d* Dendriten.

Mit Rücksicht auf die verschiedenen Fortsätze, die die Nervenzellen abgeben, hat Kölliker folgende Einteilung gemacht. Zuerst unterscheidet er drei Arten von Fortsätzen.

1. Nervenfaserfortsätze oder Neuraxonen, die sich in Achsenzylinder oder Axonen echter Nervenfasern fortsetzen und die Beschaffenheit letzterer haben. (S. Fig. 223.)

2. Nervöse Fortsätze oder Neuropodien, die die Natur der Achsenzylinderfortsätze haben, jedoch stark verästelt sind und niemals in echte markhaltige Nervenfasern und in periphere Nerven übergehen. (S. Fig. 225.)

3. Dendriten (His), Protoplasmafortsätze (Deiters), gehen auch nie in echte Nervenfasern über, unterscheiden sich jedoch von den Neuropodien durch ihre Beschaffenheit, die mit der Substanz der Nervenzellen übereinstimmt.

Je nach der Abgabe dieser Fortsätze teilt Kölliker die Zellen in:

1. Homoiopodere, Zellen mit einerlei Fortsätzen. Dazu gehören:

a) Zellen, die nur Nervenfortsätze haben, z. B. die Spinalganglienzellen der Wirbeltiere, Zellen der Vorhofsscheidewand des Froschherzens, die Nervenzellen mit Spiralfasern aus dem Sympathicus der Amphibien, die Nervenzellen des Geruchsorganes und die Sehzellen usw.

b) Zellen, die nur Dendriten besitzen, z. B. eine Zellart im Bulbus olfactorius der Säuger, beschrieben von Golgi und Ramón, möglicherweise die Nervenzellen der inneren Körnerlage der Netzhaut.

2. Heteropodere, Zellen mit mehrerlei Fortsätzen. Hierher wären zu zählen:

a) Heteropodere Nervenzellen mit echten Nervenfortsätzen (Deiters-scher Typus), z. B. die gewöhnlichen und multipolaren Zellen des Rückenmarks, die Medulla oblongata, die kleinen Nervenzellen der rostfarbenen Lage des Kleinhirnes und die multipolaren Zellen der Crustaceen.

b) Heteropodere Zellen mit Neuropodien (Typus von Golgi) z. B. gewisse Zellen der Medulla spinalis und Zellen der Molekularlage des Kleinhirns.

Bau der Nervenzellen. Jede Nervenzelle besteht aus einem protoplasmatischen Leib und einem grofsen, bläschenförmigen, chromatinarmen Kerne, der ein oder mehrere gröfsere, stark färbbare Kernkörperchen enthält. In vielen Nervenzellen ist auch ein Centrosoma nachgewiesen worden. Eine eigene Zellmembran soll immer fehlen; dagegen findet man

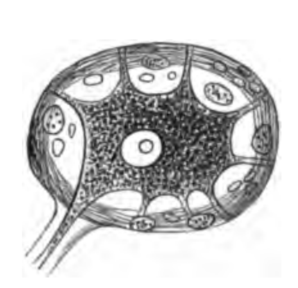


Fig. 226. Eine mit Membran versehene Nervenzelle, die stark geschrumpft ist. (Aus Ellenberger-Günther.)

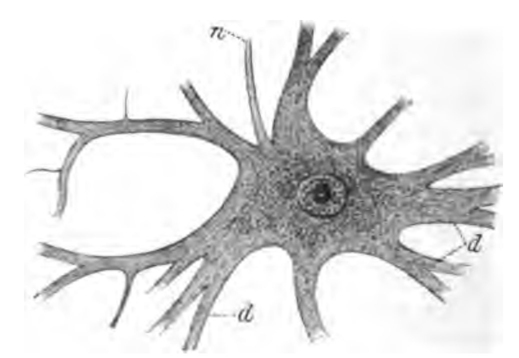


Fig. 227. Multipolare Nervenzelle aus dem Rückenmark des Kalbes. (Nach Kölliker.) *n* Nervenfortsatz. *d* Protoplasmafortsätze (Dendriten.)

oft Hüllen um die Zellen, dargestellt durch die Schwannsche Scheide oder auch von Fortsätzen der Gliazellen.

Das Protoplasma der Nervenzellen ist in der Regel sehr wasserreich. Man sieht daher bei Anwendung von wasserentziehenden Fixierungsflüssigkeiten starke Schrumpfungen auftreten. (S. Fig. 226.) Das Protoplasma zeigt bei mittelstarken Vergröfserungen ein dichtes feinfilziges Gerüstwerk, in dem vielmals feine Fetttröpfchen und Pigmentanhäufungen eingelagert sind. In anderen Fällen trifft man eher ein fein granuliertes Protoplasma an. (S. Fig. 227). Nifsl unterscheidet je nach dem Bau folgende Nervenzellen:

1. Somatochrome, a) Arkyochrome, b) Stickochrome, c) Arkyostickochrome, d) Gryochrome.
2. Cytochrome.
3. Karyochrome.

Bedient man sich besonderer Fixier- und Färbemethoden, so kann man in den Nervenzellen ein feines, intensiv gefärbtes Fibrillenwerk wahrnehmen, das sich verschieden verhält. (S. Fig. 228.) Die ersten Angaben über die fibrilläre Struktur der Nervenzellen stammen von Remak aus dem Jahre 1853. Sie wurden in der Folge von vielen Forschern bestätigt und ergänzt, so von Max Schultze, Leydig, Beale, Frommann, Arnold, Kölliker, Gerlach, Franz Schultze usw. In der Neu-

zeit haben sich dann besonders Apathy, Bethe, Nifsl, Held und andere mit der Untersuchung der Fibrillen in Nervenzellen beschäftigt. Mit Rücksicht auf den Verlauf und die Anordnung der Fibrillen in Nervenzellen ergeben die Befunde in der Hauptsache ungefähr folgendes: Die aufserordentlich feinen in ihrem Verlaufe überall gleichmäfsig dicken

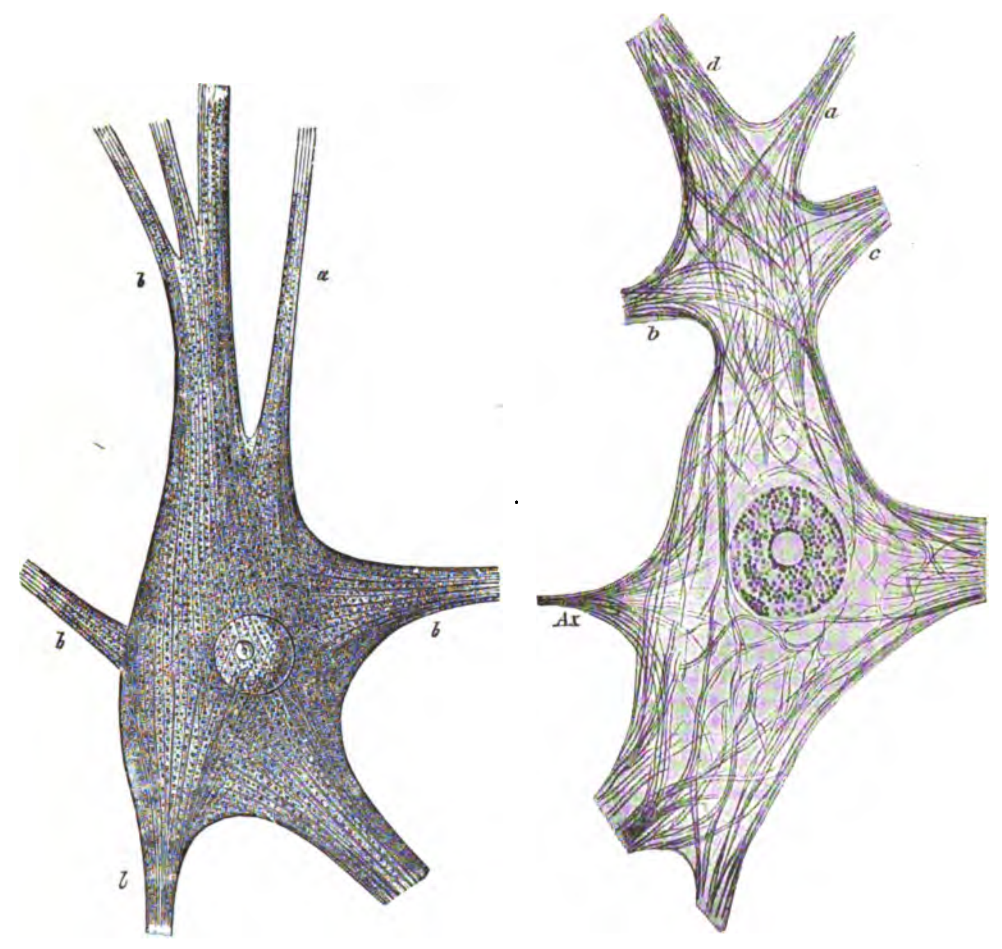


Fig. 228. Mittelgrofse Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks vom Kalbe. (Nach M. Schultze.) *a* Achsenzylinderfortsatz. *b* Protoplasmafortsätze.

Fig. 229. Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des Menschen. (Nach Bethe.) *Ax* Achsenzylinderfortsatz. *a*, *b*, *c*, *d* Protoplasmafortsätze. Verlauf der Fibrillen dargestellt.

Fibrillen treten aus den Fortsätzen, in denen sie parallel verlaufen, in die Nervenzellen ein, ordnen sich nun mehr oder weniger deutlich bündelförmig an, verlaufen dann in verschiedenen Richtungen durch die Zellen hindurch, um in anderen Fortsätzen wieder auszutreten. (S. Fig. 229.) In den Kern hinein ziehen keine Fibrillen, wohl aber können letztere Gitter oder netzartige Geflechte um den Kern herum bilden, oder man findet die Fibrillen an der Peripherie der Zelle bündelweise und gegen das Zentrum zu geflechtartig angeordnet. Bei Hirudineen fand Apathy, dafs die

Fibrillen in zwei Arten, in dicke, motorische und dünne, sensorische zerfallen, die deutlich voneinander unterschieden werden können. In den motorischen Ganglienzellen von Hirudo bildet die dicke Fibrille ein Netz oder einen Korb um den Kern herum. Dünne Fibrillen, die aus dem Neuropil, d. h. aus dem aus feinsten Nervenzweigchen bestehenden Fasergewirr, das bei Wirbellosen die Mitte der Ganglienzellen ausfüllt, in die Zelle eintreten, bilden dann ihrerseits ein Netz oder Gitter an der Zellperipherie. Beide Gitter, das Aufsen- und das Innengitter, stehen mit radiär verlaufenden Fasern in Verbindung.

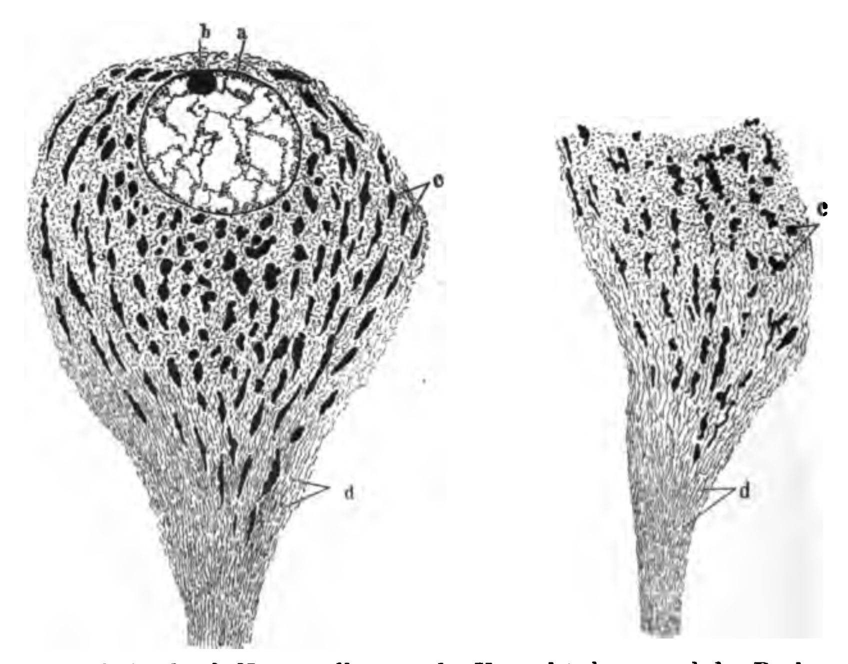


Fig. 230. Schnitt durch Nervenzellen aus der Ventralsäulengegend des Rückenmarks des Dorsches. (Nach Flemming.)
a Kern mit Kernmembran und Chromatinnetz. *b* Kernkörperchen. *c* Körnerschollen. *d* Fibrillen.

Diese beiden Gitter lassen sich nach Bethe bei anderen Wirbellosen nicht nachweisen, so dafs die Trennung in inneres und äufseres Gitter bis dahin nur noch in motorischen Ganglienzellen von Hirudo gesehen worden ist. In subepithelialen bipolaren Sinneszellen (Rezeptionszellen) sah Bethe die vom Cuticularsaum, wo eine Verzweigung stattgefunden hatte, herkommende Fibrille in den Zellkörper eintreten, daraufhin um den Kern herum ein Netz bilden, aus dem auf der entgegengesetzten Seite wiederum eine einzige Faser hervorging, die in dem zentralen Fortsatz weiterzog.

Aufser den Fibrillen trifft man bei den nach Nifsl-Held gefärbten Präparaten blau gefärbte, verschieden geformte Körnchenhaufen, die Flemming-Niefslschen Körper (Tigroidschollen) an. Diese liegen oft dichtgedrängt, lassen sowohl die periphere als auch die den Kern umgebende Zone frei. Sie treten auch in die Fortsätze über, werden

dabei langgestreckte, parallel dem Fortsatz gerichtete stäbchenförmige Gebilde und verlieren sich nach und nach gegen die letzten Teilungen der Fortsätze hin. (Fig. 230.) In den Achsenzylinderfortsatz treten sie in der Regel nicht ein, und meist kann man auch den „Conus", d. h. den in der Zelle kegelförmig entspringenden Anfangsteil des Achsenzylinderfortsatzes vollständig frei von Tigroidschollen zu Gesicht bekommen. Von besonderer Bedeutung sind diese Nifslschen Körper für die Pathologie, indem sie bei krankhaften Veränderungen der Zellen sich zuerst merklich verändern oder sogar verschwinden.

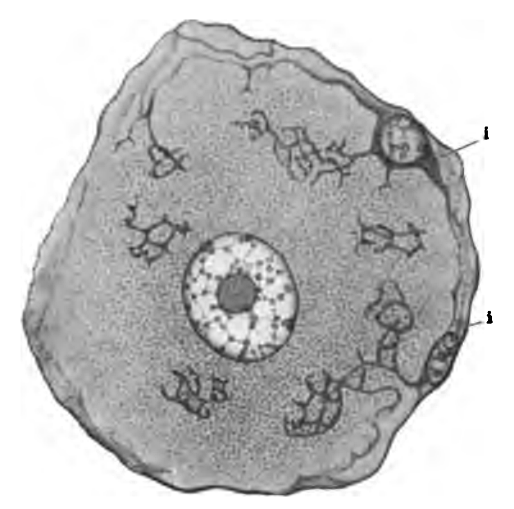


Fig. 231. Spinale Nervenzelle vom Kalb. (Nach Holmgren.)
Enthält das Trophospongiennetz. *i* Intrakapsuläre Zellen.

Im Protoplasma gröfserer Nervenzellen verschiedener Tiere entdeckte Holmgren mittelst der Weigertschen Elastinfärbung binnenzellige fädige Netzwerke, die von multipolar gestalteten „intrakapsulären" Zellen herstammen sollen. (S. Fig. 231 und 232). Er nannte diese Binnennetze „Trophospongien", und konnte dieselben bei geeigneter Behandlung (durch Trichloressigsäure oder durch Trichlormilchsäure) verflüssigen und zu kanälchenartigen Gebilden, den „Trophospongienkanälchen" umwandeln. Die Trophospongien stehen direkt mit den intrakapsulären Zellen in Verbindung und sind feine, gleichmäfsig dicke Fäserchen. An Ganglien von Hirudo medicinalis konnte Holmgren die Beobachtung machen, dafs die Ausläufer von Gliazellen an Ganglienzellen und Neuriten herantreten, um dieselben einen geschlossenen, protoplasmatischen, körnigen Korb oder eine Kapsel bilden,

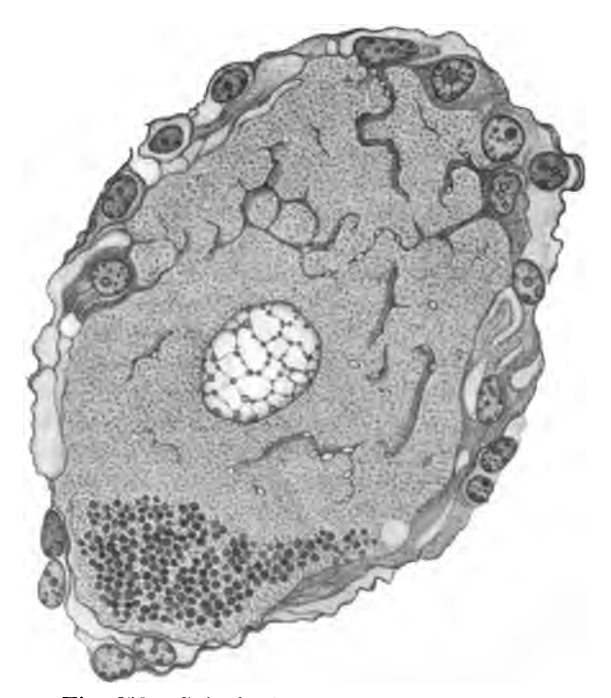


Fig. 232. Spinale Ganglienzelle vom Pferd. (Nach Holmgren.)
Man sieht die mit den intrakapsulären Zellen in Verbindung stehenden Trophospongien und unten eine Menge Pigmentkörnchen.

von der aus protoplasmatische Fortsätze in die Zellen und Neuriten hinein gehen und dort ein Trophospongiennetz bilden. Sowohl in der Gliazelle und deren Ausläufern wie auch in den Kapseln und Trophospongien der Ganglienzellen und Neuriten können sich intensiv gefärbte, glatte Fäserchen zeigen. Die Veränderlichkeit der Trophospongien lassen nach Holmgren auf Beziehungen dieses Apparates mit stofflichen Umsetzungen des Nervenzellprotoplasmas schliefsen.

Golgi stellte mittels seiner etwas modifizierten Chromsilber-Methode an Spinalganglienzellen bei Rind, Kaninchen, Hund, Katze, und namentlich der neugeborenen Katze, ein Fadennetz im Zellkörper dar, das die periphere Zellzone frei läfst und deshalb von ihm als Apparato reticulare interno bezeichnet wurde. Die zentralen Teile des Netzes können bis an den Kern heran reichen, dringen jedoch niemals in denselben hinein. Bemerkenswert an dem Netz ist die Ungleichheit seiner Fäden; bald sind sie verbreitert, bald umgekehrt verschmälert. Niemals sollen sie nach Golgi Beziehungen zur Umgebung der Zelle haben, was gegen einen Vergleich mit den Saftkanälchen der Zelle spreche. Kölliker ist der Ansicht, dafs die Fadennetze von feinen, wandungslosen Kanälchen herzurühren scheinen, die als Saftbahnen gewissen chemischen Stoffumwandlungen im Innern der Nervenzellen entsprechen. Retzius, Smirnow und Holmgren fanden entgegen den Angaben von Golgi den Apparato reticulare interno mit der Oberfläche stellenweise in Verbindung, worauf gestützt hauptsächlich Holmgren die Vermutung aussprach, dafs derselbe den verflüssigten Teilen der Holmgrenschen Trophospongien entspreche.

Form und Gröfse der Nervenzellen. Es wurde bereits oben bei der Einteilung der Nervenzellen hervorgehoben, dafs sie alle mit Fortsätzen versehen sind. Man sieht auch sehr häufig, dafs die Zahl der Fortsätze mit bestimmend ist für die Form ihrer zugehörigen Zellen. Im allgemeinen erscheinen sie als rundliche, birnförmige, spindel- und sternförmige Zellen. So sind beispielsweise die unipolaren entweder rundlich oder birnförmig, die bipolaren regelmäfsig mehr oder weniger spindelförmig. Die multipolaren besitzen in der Regel eine polyedrische Gestalt, manchmal sind sie nahezu rund, manchmal dagegen langgezogen. Ihre Gröfse schwankt aufserordentlich. Die gröfsten Zellen bei Wirbeltieren erreichen nach Fritsche 0,13—0,15 mm (bei Lophins) bezw. 0,10—0,20 mm beim Zitterwels. In so grofsen Zellen wird das Protoplasma sogar von Blutkapillaren durchzogen. Bei Säugern trifft man grofse Nervenzellen im Ventralhorn des Rückenmarkes, die zwischen 50 und 150 μ Durchmesser haben, kleinere in den Cerebrospinalganglien mit 30—90 μ und die kleinsten in der rostfarbenen Schicht des Kleinhirns mit 4—9 μ.

Die Kerne der Nervenzellen sind im allgemeinen grofs und bläschenförmig. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 3,4—18 μ. Sie besitzen durchwegs eine deutliche, stark färbbare Kernmembran und in der Regel ein ebenfalls stark färbbares Hauptkernkörperchen, dem mehrere Nebennukleolen beigesellt sein können. Flemming wies nach, dafs die Nervenzellkerne, wie andere Kerne, ein chromatinhaltiges Gerüst oder Netzwerk haben, doch ist der Nukleingehalt im ganzen gering. Meist findet man nur einen Kern in einer Zelle. Remak, Schwalbe, S. Heyer, Gaye,

Ranvier und Kölliker konnten indessen öfters zwei Kerne beobachten, namentlich im Sympathicus erwachsener Kaninchen, Meerschweinchen, dann auch bei Hund, Katze, Menschen und Frosch. Kölliker sah bei jungen Tieren sogar Zellen mit mehrfachen Kernen.

Nervenzellfortsätze. Nach der oben angegebenen Einteilung der Nervenzellen von Kölliker unterscheiden wir drei Arten von Nervenzellfortsätzen:

1. die Neuraxonen,
2. die Neuropodien,
3. die Dendriten.

Die frühere Einteilung der Fortsätze nach R. Wagner, Remak und Deiters in Nervenfaser- oder Achsenzylinderfortsatz und in Protoplasmafortsätze mufste aufgegeben werden, nachdem durch die epochemachende Untersuchungsmethode von Golgi das nähere Verhalten dieser Fortsätze bekannt geworden war. Der Nervenfaserfortsatz (Gerlach) sollte nach dieser älteren Anschauung unverästelt in die Nervenfaser übergehen, während die Protoplasmafortsätze unmittelbar nach ihrem Ausgang von der Nervenzelle sich stark zu verästeln beginnen und bald in unmefsbare feine Endzweigchen verlieren sollen. Einige Forscher nahmen an, dafs diese feinen Verästelungen benachbarter Zellen sich direkt miteinander verbänden. Demgegenüber wies Gerlach mit Hilfe der Goldmethode nach, dafs die zarten Endästchen ein engmaschiges Netz bilden, aus welchem sich durch Zusammentreten vieler feiner Ästchen breitere Fasern heraus entwickeln, die dann in die weifsen Stränge des Rückenmarkes übertreten.

Den besten Aufschlufs über das Verhalten der Nervenfortsätze gab, wie schon gesagt, die Silbermethode von Golgi, die heute zu diesem Zwecke mit Recht allgemein angewendet wird. Denn keine andere Methode zeigt auch nur annähernd so scharfe Bilder von der Verästelung einer Ganglienzelle wie sie. Betrachtet man eine in dieser Weise gefärbte Ganglienzelle, so erscheinen die Fortsätze bis zu ihren feinsten Verzweigungen als tiefschwarze Linien, die sich deutlich von dem ungefärbten Grund abheben. Die Dendriten haben ein ganz bestimmtes Gepräge. Sie entspringen als dicke oder breite Stämme aus den Nervenzellen, verzweigen sich hirschgeweihartig oder können auf dem Schnitt ein geradezu spalierähnliches Aussehen bekommen. (S. Fig. 233.) Die Dickenabnahme geht nicht genau Hand in Hand mit der Verzweigung; man trifft im Gegenteil bis in die Endverästelungen hinein unregelmäfsige Verdickungen an, was für die Dendriten charakteristisch ist. Wichtig ist vor allem, dafs die Dendriten alle frei enden, entweder spitz auslaufend oder mit Terminalknötchen besetzt; niemals ist eine Verbindung mit benachbarten Dendriten mit aller Sicherheit gefunden worden.

Der Nervenfaserfortsatz beginnt in der Zelle mit kleinem Ursprungskegel und setzt sich scharf von der Zelle ab. Im einen Fall geht er also direkt aus der Zelle hervor, im anderen entsteht er aus einem protoplasmatischen Stämmchen. In beiden Fällen jedoch zeichnet er sich durch sein gleichmäfsiges Kaliber, sowie durch seine glatte, regelmäfsige Gestalt aus. Mit Bezug auf sein weiteres Verhalten gibt es nun in der Hauptsache zwei Formen:

1. Der Fortsatz behält seine Individualität bei und setzt sich direkt in die Nervenfaser fort. (Deitersscher Typus.) Dabei ist jedoch zu erwähnen, dafs Deiters den Achsenzylinderfortsatz als völlig zweiglos bis an sein Ende geschildert hat. (S. Fig. 234.) Nach Golgi trifft dies nicht zu, indem derselbe in vielen Fällen gleich in seiner Anfangsstrecke sukzessive in der Höhe der Ranvierschen Einschnürungen zarte, sich verzweigende Kollateraläste abgibt. Diese Golgischen Seitenfibrillen wurden bestätigt durch Ramon y Cajal, Lenhossek, Flechsig u. a. Einen anderen Befund machte Ramon y Cajal an Zellen im Rückenmark, bei denen der Achsenzylinderfortsatz beim Übertritt aus der grauen in die weifse

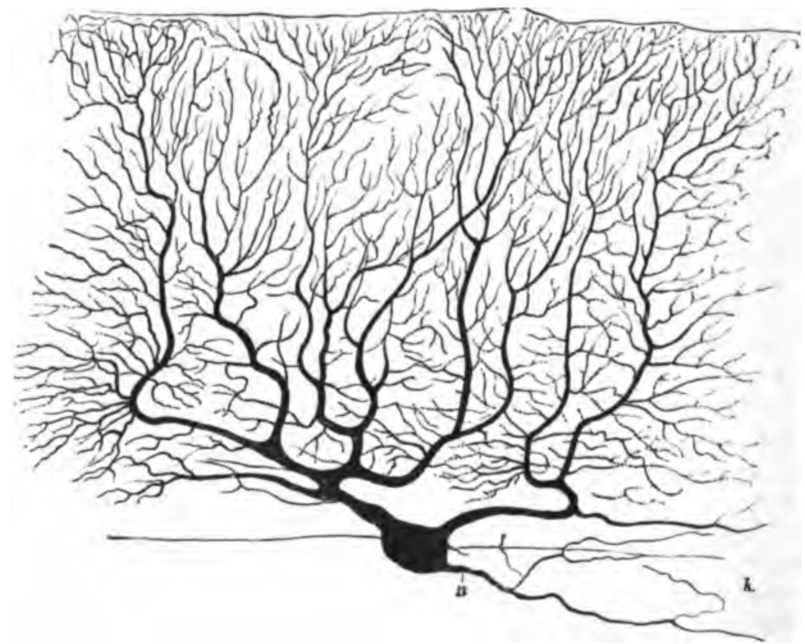


Fig. 233. Purkinjesche Zelle aus dem Kleinhirn des Menschen. (Nach Kölliker.) *n* Neurit. *k* Kollaterale.

Substanz sich nicht selten gabelförmig in zwei gleich starke markhaltige Äste teilt. Retzius fand bei einem Nervenfaserfortsatz aus dem Ganglion jugulare n. vagi des Hundes Zweiteilung, aus der aber ein dickerer und ein dünnerer Ast hervorgingen. (S. Fig. 235.) Nebst der Zweiteilung kann auch eine Mehrfachteilung vorkommen, wonach eine einzige Ganglienzelle mit mehreren Nervenfasern in Verbindung steht.

2. Der Fortsatz behauptet nicht lange seine Selbständigkeit, sondern verzweigt sich nach kurzem Verlaufe baumförmig (Golgis Typus). Sein Verbreitungsbezirk ist im allgemeinen ein sehr kleiner.

Im Anschlufs mögen hier noch einige Worte über die Entwicklung der Nervenfortsätze Platz finden. In der Anlage sind die Nervenzellen (Neuroblasten) fortsatzlos. Bald entsenden sie einen peripheren Fortsatz, die Nervenfaser. Ob nun dieser Fortsatz nach seinem Bestimmungsorte auswachse, oder ob er von Anfang an mit demselben in Verbindung stand, das war eine vielumstrittene Frage. Kupfer vertrat zuerst den Standpunkt, dafs die Nervenzelle die Faser als direkten Fortsatz hervorgehen lasse. Hierauf bemerkte Hensen, dafs noch niemand das freiauswachsende Ende eines Nerven gesehen habe, dafs deshalb die Nerven niemals ihrem Ende

zuwachsen, sondern mit demselben stets verbunden wären. Ramon y Cajal und Lenhossek konnten dann mit der Golgi-Methode die freien Enden der wachsenden Nerven auffinden. Dieselben geben sich als keulenförmige Verdickungen (Cajals cône de croissance) zu erkennen, an denen man oft kleine Zacken wahrnimmt, die Cajal als erste Anlagen der Endverästelung deutet. Zum besseren Verständnis dieses Auswachsens einer Faser, die ja später aufserordentlich lang sein kann, z. B. vom Lendenmark bis in die Fufssohle hinab, ist, wie Lenhossek richtig betont, notwendig

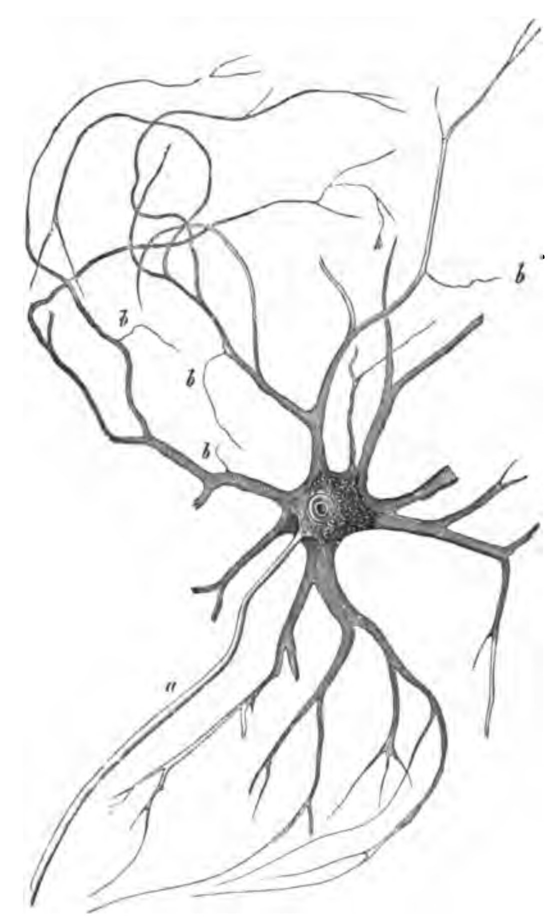


Fig. 234. Multipolare Nervenzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks vom Ochsen. (Nach Deiters.)

a Achsenzylinderfortsatz. *b* Verzweigungen der Protoplasmafortsätze.



Fig. 235. Ganglienzelle aus dem Ganglion jugulare n. vagi des Hundes mit dem Ursprunge einer Nervenfaser und ihrer Teilung in einen dickeren (*p*) und einen feineren Ast (*c*).

daran zu erinnern, dafs das Mifsverhältnis zwischen dem Durchmesser der zentralen Ursprungszelle und der Länge der peripherischen Nervenfaser im Anfang nicht existiert, indem die Faser frühzeitig mit dem Gebiet ihrer Endigung durch Kontakt verknüpft ist, in einer Zeit, wo noch alles enge beieinanderliegt.

Mit Bezug auf die Entstehung und Neubildung von Nervenzellen nimmt P. Kronthal eine besondere Stellung ein, die hier ganz kurz erwähnt werden soll. Entgegen der bisherigen Anschauung, dafs die Neuroblasten Nervenfasern ausbilden und aussenden, sollen nach diesem Autor gewisse Zellen des Medullarrohres erst nachträglich mit schon vorgebildeten Fasern in Verbindung geraten und dadurch zu

Nervenzellen werden. Die Neubildung von Nervenzellen könne nicht durch Teilung vorhandener Nervenzellen zustande kommen, indem die Teilung von dem Zellkörper auf die Fortsätze hinübergehen müfste. Zudem habe noch niemand eine solche Teilung von Nervenzellen im normalen Rückenmark und Gehirn gesehen. Dagegen finde man im Rückenmark von Embryonen eine grofse Menge von Leukocyten, die beim zwei Tage alten Kaninchen etwas geringer, aber immerhin noch ansehnlich sei, während das Rückenmark alter Kaninchen nur noch eine spärliche Zahl von Leukocyten aufzuweisen habe. Daraus folgert Kronthal, dafs die Nervenzellen dauernd untergehen und dauernd neu entstehen, und zwar aus der Verschmelzung von Leukocyten! Von dieser Rück- und Neubildung würden die Nervenfasern nicht betroffen.

Nervenfasern. Die Nervenfasern erscheinen als markhaltige, doppelt konturierte, dunkelrandige und als marklose, einfach konturierte. Je nach dem sie eine Schwannsche Scheide (Neurilemma) besitzen oder nicht, kann man sie einteilen in:

1. markhaltige Fasern, a) mit Scheide, b) ohne Scheide,
2. marklose Fasern, a) mit Scheide, b) ohne Scheide.

Bei dieser Einteilung ist zu merken, dafs eine und dieselbe Nervenfaser alle genannten Unterabteilungen aufweisen kann. Verfolgt man nämlich eine cerebrospinale Faser von ihrem Ursprung an bis zu ihrem Ende, so bildet sie beim Abgang von der Nervenzelle einen nackten Achsenzylinder, wird im weiteren Verlaufe im Zentralnervensystem zu einer markhaltigen, aber neurilemmalosen, beim Austritt aus dem Zentralnervensystem zu einer mark- und neurilemmahaltigen Faser; gegen ihr peripherisches Ende zu verliert sie zuerst das Mark, dann beim Eintritt in den Nervenendapparat auch noch das Neurilemma uud ist also hier nur noch einer marklosen Faser ohne Scheide gleichzustellen.

I. Markhaltige Nervenfasern.

Aus mark- und scheidehaltigen Fasern sind die allermeisten Nerven, die aus dem Gehirn und Rückenmark austreten, zusammengesetzt. Markhaltige, aber scheidenlose Fasern sind im Zentralnervensystem und im N. opticus vorhanden.

1. Hüllen der markhaltigen Nervenfasern. A. Markscheide. Die Markscheide, das Nervenmark, auch Myelinscheide bezeichnet, hüllt die Achsenzylinder der cerebrospinalen Nerven, mit Ausnahme der Nervi olfactorii, ein. Sie findet sich sowohl im Zentralnervensystem als auch aufserhalb desselben, in den peripherischen Nerven. Ihre weifse oder weifslichgelbliche Farbe läfst sofort die markhaltigen Fasern von den marklosen grauen sympathischen Fasern unterscheiden. Im ganzen stellt sie einen mehr oder weniger dicken, stellenweise unterbrochenen Hohlzylinder dar, der den Verlauf der Nervenfaser äufserlich nicht genau wiedergibt, indem bei Krümmungen der Nervenfaser der Achsenzylinder nicht mehr zentral liegt, sondern gegen die konkave Seite zu verlagert wird, was einer geringeren Biegung des Achsenzylinders gegenüber dem Markmantel entspricht. Bemerkenswert an ihr sind die Unterbrechungen, die sie an Nervenfasern mit Schwannscher Scheide zeigt. Sie werden als Ranviersche Schnürringe und als Schmitt-Lautermannsche Einkerbungen bezeichnet. Erstere treten konstant auf, die Unterbrechungen sind dabei vollständig, und das Neurilemm geht an diesen Stellen bis an den Achsenzylinder heran (s. Fig. 236 und 237); letztere sind inkonstanter, fehlen mitunter ganz, und das Neurilemma zieht an jenen Stellen, wo sie vorkommen, brückenartig über sie hinweg. Der Ranviersche Schnürring

tritt schon deutlich an der frischen Nervenfaser hervor; besser zeigt er sich an mit Osmium oder mit Silbernitrat behandelten Nervenfasern. Durch Osmiumsäure wird die Markscheide schwarz, und der Schnürring tritt als helles Zwischenstück zwischen zwei Ranvierschen Segmenten deutlich hervor. In seiner Mitte bemerkt man eine dunkle Querlinie oder

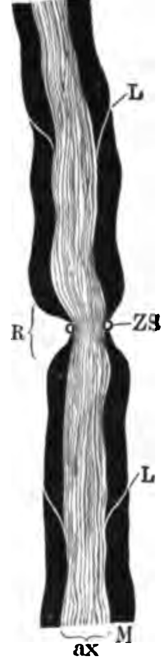


Fig. 236. Längsschnitt durch eine Nervenfaser aus dem Nervus ischiadicus des Frosches. (Nach Schiefferdecker.) *R* Ranviersche Einschnürung. *Zs* Zwischenscheibe. *L* Schmitt-Lautermannsche Einkerbung. *M* Mark. *ax* Achsenzylinder.

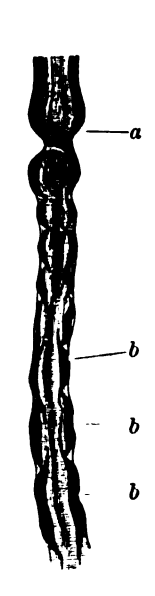


Fig. 237. Markhaltige Nervenfaser mit Osmiumsäure fixiert.

(Aus Ellenberger-Günther.)

a Ranviersche Einschnürung.

b, *b*, *b* Schmitt-Lautermannsche Segmente.

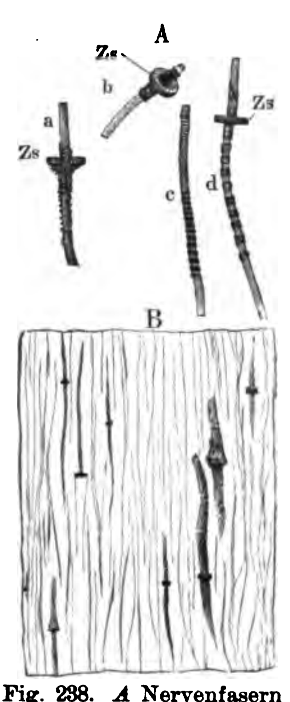


Fig. 238. *A* Nervenfasern aus dem Rückenmark des Ochsen, *B* des Frosches, mit salpetersaurem Silber behandelt. (Nach Schiefferdecker.) Bei *a* Zwischenscheibe (*Zs*) mit körnigem Niederschlag, bei *b* Zwischenscheibe (*Zs*) schräg von oben gesehen, bei *c* und *d* Frommannsche Linien.

ein helles Kreuz, dessen Längsschenkel (Säule) beiderseits in den Achsenzylinder überzugehen scheint, jedoch nur die Hälfte der Achsenzylinderdicke mifst. Die an den Schnürring anstofsenden beiden Enden der Markscheide scheinen oft etwas verdickt zu sein, so dafs dadurch die Einschnürung um so deutlicher hervortritt. (S. Fig. 237.)

Imprägniert man die frische Nervenfaser mit Silbernitrat, dann entstehen die Ranvierschen Silberkreuze. (S. Fig. 238.) Letztere haben die Form eines lateinischen Kreuzes, dessen Säule den Verlauf des Achsenzylinders angibt. Der Querschenkel des Kreuzes wird in Wirklichkeit durch einen Ring dargestellt, welcher den Achsenzylinder umgibt. Gelingt die Imprägnation besonders gut, dann entstehen im Verlaufe des

Achsenzylinders auf kürzere oder längere Strecken dunkle Querstreifen, die Frommannschen Linien. Im Bereiche des Schnürringes nimmt man eine scheinbare spindelförmige Verdickung des Achsenzylinders, le renflement biconique Ranviers, wahr, die nach Kölliker ein Anhängsel jener Substanz ist, welche dem Achsenzylinder aufliegt und also nicht vom Achsenzylinder selbst herrührt. Das Verhalten der Schwannschen Scheide an dem Schnürring wird verschieden gedeutet. Kölliker, Schiefferdecker, Ravitz u. a. betonen, dafs sie sich bei demselben einzieht, jedoch ununterbrochen weiterzieht, während Ranvier, Boweri, Bethe, Mönckeberg angeben, dafs sie daselbst unterbrochen sei. Bethe läfst sie an diesem Ort auf die Innenfläche des Markrohres umschlagen und dort weiterziehen. Ravitz und Jakobi fanden bei der Einschnürung einen an der Innenfläche der Schwannschen Scheide vorkommenden Ringwulst, der den Achsenzylinder einschnüren soll.

Bethe und Mönckeberg vertreten die Ansicht, dafs am Schnürring alle Bestandteile der Nervenfaser mit Ausnahme der Fibrillen unterbrochen seien. An dieser Stelle befinde sich eine siebartig durchlöcherte Platte, welche die Fibrillen durchlasse und dieselben zugleich in ihrer Lage festhalte, um dadurch das Zusammenschnüren der Fibrillen zu verhüten. Bethe gibt eine durchlöcherte Platte vom Frosch bildlich wieder und führt als Beweis seiner Ansicht an, dafs beim Druck auf eine Nervenfaser mittelst eines unter das Deckglas gelegten Pferdehaars die Faser bis zum nächsten Ranvierschen Schnürring zu anschwelle, das benachbarte Ranviersche Segment aber nicht die geringste Veränderung zeige, selbst wenn der Druck mehrere Minuten lang einwirke.

Die zwischen zwei Einschnürungen gelegenen Ranvierschen Marksegmente besitzen in der Regel nur einen Kern in der Schwannschen Scheide, weshalb Ranvier dem Segment den Wert einer Zelle beimafs. Kölliker betont dagegen, dafs Axel Key und Retzius bei Fischen 5—16 Kerne in einem Segment angetroffen haben, und dafs ferner auch die Nervenfasern der Zentralorgane, die keine Schwannschen Scheiden besitzen, unsegmentiertes Nervenmark enthalten, woraus hervorgehe, dafs die Ranviersche Deutung unrichtig sei.

Nach Key und Retzius besitzen die Ranvierschen Segmente im allgemeinen eine Länge von 80—900 μ. Letztere wechselt mit der Dicke der Fasern und mit dem Alter der Tiere. Junge Tiere haben kürzere Segmente als ältere. Die folgende Tabelle gibt hierüber Auskunft:

Länge der Ranvierschen Segmente:

Schaf	= 0,85	mm		nach Hennig
Neugeborener Hund	= 0,33	"		" "
Älterer Hund	= 1,2	"		" "
Schwein	= 1,2	"		" "
Pferd	= 1,233	"		" Goehler
Kalb	= 0,492	"		" "
Rind	= 1,328	"		" "
Frosch	= 1,5	"	(Nerv. ischiadicus)	" Hennig
Rochen	= 7	"		" "
Mensch	= 0,1—1,0	"		" "

Die vorliegenden Zahlen sind Durchschnittswerte, erhalten aus den Messungen einer gröfseren Zahl von verschieden dicken Nervenfasern. Speziell über Pferd und Rind mögen hier noch folgende genauere Angaben nach Goehler Platz finden:

Rind:

1. dünnere Fasern: 0,800, 0,864, 0,894, 0,960 mm
2. dickere Fasern: 1,040, 1,520, 1,360, 1,356 mm
3. Durchschnitt: 1,328 mm.

Kalb:

1. dünnere Fasern: 0,240, 0,320, 0,288, 0,350 mm
2. dickere Fasern: 0,576, 0,768, 0,736, 0,688 mm
3. Durchschnitt: 0,492 mm.

Pferd:

1. dünnere Fasern: 0,912, 0,624, 1,180, 1,650 mm
2. dickere Fasern: 1.872, 1,440, 1,220, 1,350 mm
3. Durchschnitt: 1,233 mm.

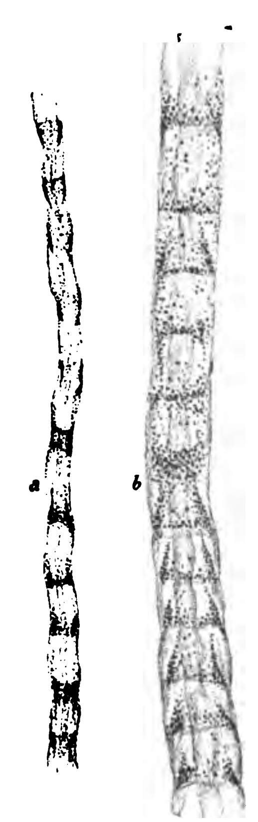


Fig. 239. Markhaltige Nervenfaser aus dem Rückenmarke des Ochsen, mit Müllerscher Flüssigkeit, Alkohol, karminsaurem Ammoniak und nachträglich mit Höllenstein behandelt. (Nach Kölliker.) *a* Feine Faser. *b* Starke Faser mit teilweise deutlich hervortretenden Zwischentrichtern.

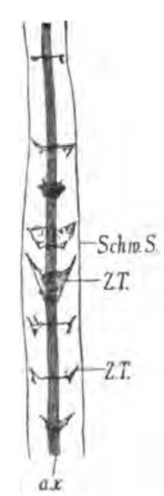


Fig. 240. Markhaltige Nervenfaser aus dem Nervus ischiadicus des Hundes. (Nach Schiefferdecker.) *Schw.S.* Schwannsche Scheide. *Zt.* Zwischentrichter. *ax* Achsenzylinder.

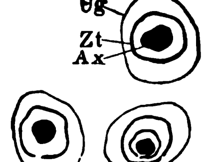


Fig 241. Querschnitte durch markhaltige Nervenfasern aus dem Ventralstrange des Kalbsrückenmarks nach Härtung in Müllerscher Flüssigkeit. *Ax* Achsenzylinder. *Zt* Zwischentrichter. *Ug* Umfangskontur.

Die Schmitt-Lautermannschen Einkerbungen sind inkonstante Bildungen, die an einzelnen Fasern auch fehlen können. An frischen Fasern sind sie überhaupt nicht zu sehen, weshalb sie von vielen Forschern als Kunstprodukte angesehen werden. Sie treten an mit Osmium behandelten Nervenfasern als hohlkegelartige Segmente auf, deren Basen und abgestumpfte Spitzen einander zu- oder abgerichtet sein können. Zwischen je zwei Segmenten findet sich eine Substanz, welche eine sehr verschiedene Beurteilung erfahren hat. Während ihr, namentlich von italienischen Forschern, wie Golgi, Rezzonico, Cattani, Marenghi, Villa, die Bedeutung eines Stützapparates (apparato di sostegno) für die Markscheide zugeschrieben wurde, hält Ranvier dieselbe als blätterartige Verbindung des Protoplasmas, das als dünne Schicht die Markkegel direkt unter der Schwannschen Scheide und ferner auch gegen den Achsenzylinder hin überzieht. Nach Schiefferdecker sind diese „Zwischentrichter“ aus der gleichen Substanz

gebildet wie die Zwischenscheiben an den Ranvierschen Schnürringen. (S. Fig. 239, 240 und 241.) Kölliker faſst die Zwischentrichter als Kunstprodukte, hervorgerufen durch verschiedene Reagenzien, auf, indem sie nach dem Auszug der fettigen Bestandteile des Markes mit kochendem Alkohol und Ather nicht mehr zu sehen sind. Ravitz bezeichnet die Lautermannschen Segmente als „Zersetzungsbilder", Zeichen der schrumpfenden Nervenfaser.

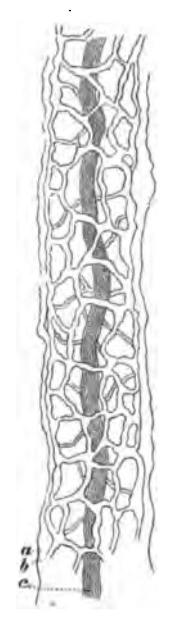


Fig. 242. Markhaltige Nervenfaser mit dem Kühne-Ewaldschen Neurokeratingerüst. (Aus Ellenberger-Günther.) *a* Schwannsche Scheide. *b* Neurokeratinnetz. *c* Achsenzylinder.

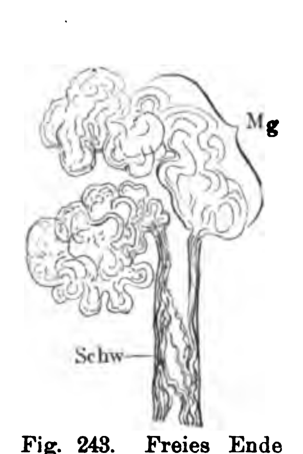


Fig. 243. Freies Ende einer markhaltigen Nervenfaser aus dem Nervus ischiadicus des Frosches. (Nach Schiefferdecker.) Das Nervenmark flieſst aus und bildet dabei Myelinfiguren (*Mg*). *Schw* Schwannsche Scheide.



Fig. 244. Markhaltige Nervenfaser aus dem Rückenmark des Rindes. Härtung in Müllerscher Flüssigkeit, Alkohol. (Nach Schiefferdecker.) *M* Aufblätterung der Markscheide. *Z* Zwischentrichter. *ax* Achsenzylinder.

Ein wesentlich anderes Bild erhält man von der Markscheide, wenn dieselbe mit Reagenzien behandelt wird, die das Myelin lösen, z. B. kochendem Alkohol und Äther. Es bleibt dann ein netzartiges Gerüst zurück, welches durch Pepsin- und Trypsinverdauung nicht verändert wird, das Kühne-Ewaldsche Neurokeratingerüst. (S. Fig. 242.) Dasselbe wurde bestätigt von Tizzoni, Pertik, Kölliker, Gedoelst u. a. Das Netz soll nach Pertik der Schwannschen Scheide anliegen und aus doppelt konturierten Balken bestehen, die verschieden groſse Maschenräume umschlieſsen. Nach Kölliker ist dasselbe als Kunstprodukt aufzufassen und soll in Trypsin nicht unverdaulich sein.

An der frischen Faser erscheint die Markscheide vollkommen homogen und stark lichtbrechend. Sie besteht aus einer Mischung von mehreren Stoffen, die sich nach dem Tode sehr leicht voneinander trennen und dann die verschiedenen Gerinnungsfiguren bilden. Letztere stellen Streifen,

Netze, Keulen und Klumpen dar, die dazu führen, dafs die Faser unregelmäfsig buchtig wird. Schneidet man eine frische Faser durch, dann tritt das Myelin ölartig aus und bildet mäandrische Myelinfiguren. (S. Fig. 243.) Eine sehr interessante Veränderung bewirkt Zusatz von Müllerscher Flüssigkeit oder auch von Kochsalzlösung mit Wasser verdünnt. Die Markscheide blättert auf, d. h. auf dem Querschnitt durch die Nervenfaser zeigt sich eine grofse Zahl ineinander gestellter Kreise. Ein, manchmal auch zwei stärker hervortretende Kreise in einer und derselben Faser geben die Querschnitte durch Zwischentrichter wieder. (S. Fig. 244 und 245.)

B. Schwannsche Scheide. Die Schwannsche Scheide oder das Neurilemm stellt ein feines strukturloses Häutchen dar, an dessen Innenfläche stellenweise längsovale, in einer geringen Menge Protoplasma eingelagerte Kerne liegen. (S. Fig. 247.) In Wasser, Alkohol und Äther ist sie unlöslich, ebenso in Kalkacetat, dagegen leicht löslich in kaustischen Alkalien und verhält sich demnach chemisch gleich wie das Sarkolemma.

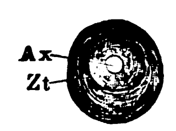


Fig. 245. Querschnitt einer markhaltigen Nervenfaser aus dem Ventralstrange des Kalbsrückenmarks nach Härtung in Müllerscher Flüssigkeit. (Nach Schiefferdecker.) *Ax* Achsenzylinder. *Zt* Zwischentrichter. Die konzentrischen Ringe zeigen die Aufblätterung der Markscheide an.

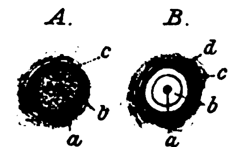


Fig. 246. Querschnitte durch markhaltige Nervenfasern. (Aus Ellenberger-Günther.) *A* mit Osmiumsäure fixiert. *B* mit Karmin gefärbt. *a* Achsenzylinder. *b* Markscheide. *c* Schwannsche Scheide. *d* Henlesche Scheide.

Sie liegt den marklosen Fasern genau an, ebenso dem Mark bei den markhaltigen und ist höchstwahrscheinlich an den Ranvierschen Einschnürungen nicht unterbrochen. Sie umhüllt auch die peripheren Nervenzellen, indem sie von den Fasern auf dieselben hinüberzieht. Ihre Herkunft ist noch ungewifs. Möglicherweise geht sie aus jenen Zellen hervor, welche beim Embryo reihenweise vom Medullarrohr gegen das Ursegment hin angeordnet sind und die aus dem Medullarrohr austretenden Nervenfasern umgeben. Wenigstens will man nach Abtragung der Ganglienleiste, wonach diese in Reihen angeordneten Zellen sich nicht ausbildeten, den Mangel einer Schwannschen Scheide beobachtet haben.

Aufserhalb der Schwannschen Scheide trifft man eventuell die Henlesche Fibrillenscheide an, die bindegewebiger Abkunft ist und ebenfalls längsovale Kerne besitzt. (S. Fig. 246.) Bei Nervenfaserschrumpfungen hebt sie sich deutlich ab.

2. Der Achsenzylinder. Der zur Reizleitung dienende, wesentlichste Bestandteil der Nervenfaser ist der zentral gelegene Achsenzylinder (Purkinje), die Achsenfaser (Kölliker), das Primitivband bezw. der

Achsenschlauch (Remak). Im Jahre 1833 fand Ehrenberg, dafs das „Seelenorgan“ aus zahllosen allerfeinsten „Röhrchen“ zusammengesetzt sei. Kurz darauf beschrieb Remak den Achsenschlauch als eine längs-

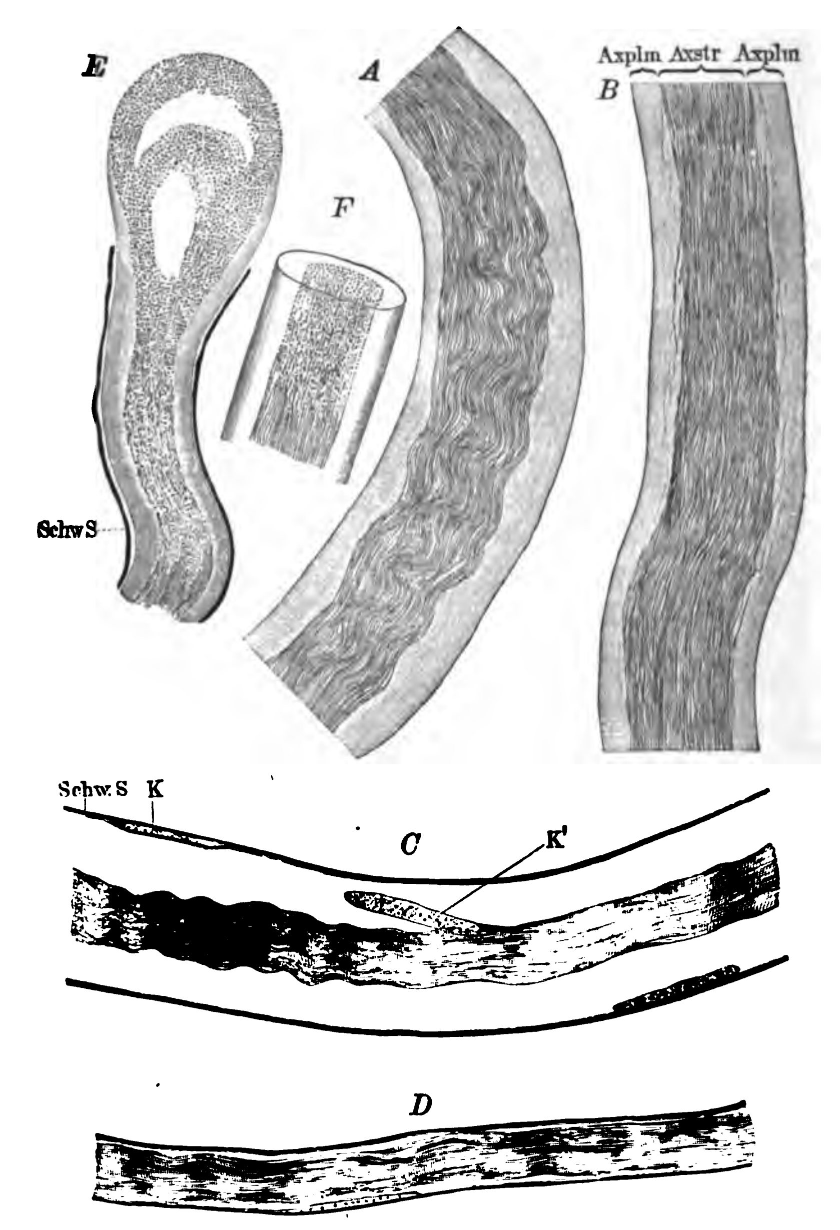


Fig. 247. Nervenfasern von Petromyzon fluviatilis. (Nach Schiefferdecker.)
A und *B* lebendfrische Fasern aus einem motorischen Augennerven. ***Axstr*** Achsenzylinder mit den deutlichen Fibrillen. *Axplm* Axoplasma.
C und *D* aus dem Nervus trigeminus. *SchwS* Schwannsche Scheide. *K* Kern der Schwannschen Scheide im Profil, *K'* von der Fläche gesehen. In *D* fehlt das Axoplasma fast ganz.
E und *F* Enden von Nervenfasern aus dem Nervus trigeminus. Fibrillen körnig zerfallen und Inhalt in *E* verflüssigt, in *F* nicht.

gefaserte Röhre. Max Schultze erwähnte dann, dafs die von Remak gesehene Faserung auf eine fibrilläre Zusammensetzung des soliden Achsenzylinders zurückzuführen sei. Die allermeisten späteren Forscher bestätigen in der Folge die fibrilläre Struktur.

Nach der heutigen Ansicht über den Bau des Achsenzylinders kann man mit Schiefferdecker vier verschiedene Auffassungen anführen:

1. Der Achsenzylinder ist strukturlos,

a) er ist eine einfache Flüssigkeitssäule (Fleischl);

b) er ist ein mit Flüssigkeit erfüllter Schlauch (Boll).

2. Der Achsenzylinder besitzt eine Struktur,

a) in einer mehr körnigen oder mehr homogenen Grundmasse liegen die Achsenzylinder- oder Primitivfibrillen;

b) im Achsenzylinder findet sich ein Spongioplasma und Hyaloplasma, die sich derart anordnen, dafs das Spongioplasma lange, der Achse parallele Röhrchen von grofser Feinheit bildet, welche mit Hyaloplasma erfüllt sind. Die Röhrchen stehen miteinander in Verbindung, indem das Spongioplasma bekanntlich ein Schwammwerk bildet (Nansen, Leydig).

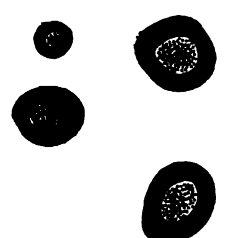


Fig. 248. Querschnitte von Nervenfasern aus dem Nervus ischiadicus des Frosches, mit Osmiumsäure behandelt. (Nach Schiefferdecker.)

A. Die Fibrillen. Für die Fibrillenstruktur des Achsenzylinders haben sich Frommann, Hans Schultze, Engelmann, Waldeyer, Pflüger, Kölliker und namentlich Schiefferdecker, Kupfer, Apathy, Bethe u. a. ausgesprochen. Schiefferdecker sah dieselben an lebendfrischen Nerven von Petromyzon, ferner an Nerven vom Frosch und vom Ochsen und erwähnt, dafs sie ungefähr 0,4 μ Dicke besitzen, dafs sie bei grofsen Nervenfasern von Petromyzon ein axiales Bündel, den Achsenstrang bilden, der von einem Axoplasmamantel, in dem auch noch vereinzelte Fibrillen enthalten sein können, umgeben sei. In dünnen Fasern besteht der Achsenzylinder fast vollständig aus Fibrillen; der Axoplasmamantel ist kaum noch zu sehen, ein Verhältnis, das auch bei den meisten Fischen und bei den höher stehenden Wirbeltieren gefunden wird. (S. Fig. 247 und 248.)

Nach Schiefferdecker sind die Fibrillen bei Petromyzon (und wohl auch bei den anderen Tieren) äufserst hinfällige Gebilde, die nach dem Tode in feine, gleich grofse Körnchen zerfallen. Nach Zerfall der Fibrillen bleiben diese Körnchen reihenweise und dicht gedrängt angeordnet, so dafs man mit schwächeren Vergröfserungen immer noch das Bild der Fibrillen erhält.

Bei Anwendung besonderer hierzu geeigneter Methoden (Osmium-Säurefuchsin Kupfer, Goldmethode Apathy, Molybdänmethode Bethe) sind die Fibrillen deutlich darzustellen, so dafs, wie Bethe sagt, sich dieselben bei der Apathyschen Methode vom nicht oder nur schwach gefärbten Grunde tiefdunkel wie Telegraphendrähte vom hellen Himmel abheben. Apathy fand bei Hirudo, dafs in rein motorischen Nerven jede Faser eine einzige dickere Neurofibrille enthält, die ungeteilt und ohne irgendeine Verbindung einzugehen, von einem zum anderen Ende der Faser hinzieht. Nur an drei Orten geben die Fibrillen ihren isolierten

Verlauf auf: in den innervierten Organen, im Neuropil und den Ganglienzellen. Wie sie sich in letzteren verhalten, wurde oben bei den Nervenzellen angegeben. In den sensorischen Fasern bei diesem Tier sind mehrere, jedoch viel feinere Fibrillen enthalten. Auch diese gehen während ihres Verlaufes durch die Fasern keine Verbindungen ein. Dagegen soll nach Apathy und Bethe eine Verbindung beider Fibrillenarten im Neuropil und in Ganglienzellen vorhanden sein. Aus diesem Grunde erwähnt Bethe, dafs die Neurofibrillen als kontinuierliches Element das ganze periphere und zentrale Nervensystem durchziehen, und dafs sie innerhalb der Ganglien die Lücken überbrücken, welche zwischen den plasmatischen Teilen der nervösen Elemente bestehen und zur Aufstellung der Kontiguitätslehre Veranlassung gaben. Ein so einfaches Verhältnis wie die Nervenfasern einiger Avertebraten zeigen nun diejenigen der Wirbeltiere nicht. Wohl ist auch hier die fibrilläre Struktur des Achsenzylinders nicht mehr zu leugnen; dagegen ist das genauere Verhalten der Fibrillen in Ganglienzellen und in Protoplasmafortsätzen noch nicht genügend erforscht, um ein richtiges Urteil abgeben zu können.

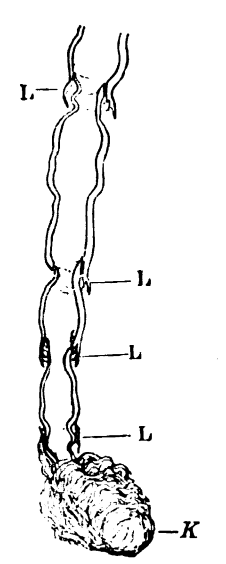


Fig. 249. Markhaltige Nervenfaser aus dem Nervus ischiadicus des Frosches in verdünnter physiologischer Kochsalzlösung. (Nach Schiefferdecker.) *K* Knollenartig aufgequollenes Nervenmark. *L*, *L*, *L* Schmitt-Lautermannsche Einkerbungen.

B. Das Neuroplasma. Die Nervenfibrillen sind in einer mehr oder weniger festweichen Masse, dem Neuroplasma (Kölliker) oder Axoplasma (Waldeyer), eingebettet. Gewöhnlich erreicht die zwischen den Fibrillen vorhandene Dicke des Neuroplasmas diejenige der Fibrillen. In den dicken Nervenfasern von Petromyzon läfst das Neuroplasma nach Schiefferdecker zwei Zonen unterscheiden, von denen die zentrale die Fibrillen enthält und die periphere, ungefähr gleich starke Zone, der Axoplasmamantel, entweder keine oder nur spärliche Fibrillen führt. (S. Fig. 247, *A* u. *B*.) Die äufsere Randschicht soll nach Schiefferdecker eine andere Beschaffenheit besitzen als das übrige Neuroplasma und die eigentümliche scharfe Kontur des Achsenzylinders darstellen. Wegen ihrer gegen schwache Essigsäure etwas gröfseren Resistenz wurde sie auch als Achsenzylinderrinde (Schiefferdecker) oder Axolemma bezeichnet. Gegen das Neuroplasma grenzt sie sich indessen nicht ab.

Das Neuroplasma stellt eine homogene, farblose, durchsichtige, zum Teil stark lichtbrechende Masse dar. Im lebenden Zustande ist es kohärent und wohl dem lebenden Protoplasma ähnlich. Beim Absterben wandelt es sich in eine zähflüssige Substanz um, die an den Schnittflächen der Nervenfasern austritt. (S. Fig. 249.) Es ist gegen Reagenzien sehr empfindlich, zeigt bald Trübungen oder Längsstreifungen, die mit Fibrillen verwechselt werden können, oder Andeutungen von Netzbildung. Bei Zusatz von Wasser beobachtet man Vakuolenbildung; bei Einlegen in physiologische Kochsalzlösung tritt Wasser aus und führt zur Bildung der „Federseelenform“. Dabei treten vom geschrumpften und schmäler gewordenen Achsen-

zylinder Fortsätze aus, die gegen die Markscheide gerichtet sind und spitz auslaufen. Schrumpfung des Achsenzylinders tritt auch bei Anwendung von Alkohol, Äther und schwachen Lösungen von chromsauren Salzen ein. Dieses Verhalten zeigt auch das Protoplasma der Ganglienzellen, so dafs das Neuroplasma demselben sehr ähnlich beschaffen sein mufs, d. h. jedenfalls wasserreich ist.

Fleischl, Boll, Kupfer usw. erklären das Neuroplasma für eine Flüssigkeit, in der die Fibrillen flottieren. Leydig und Nansen lassen den Achsenzylinder aus einer netzförmigen feinfaserigen Stützsubstanz, Spongioplasma, und einem strukturlosen Hyaloplasma bestehen. Kölliker und Jakobi betonen, dafs das Neuroplasma an Festigkeit ungefähr den Fibrillen gleichkommt.

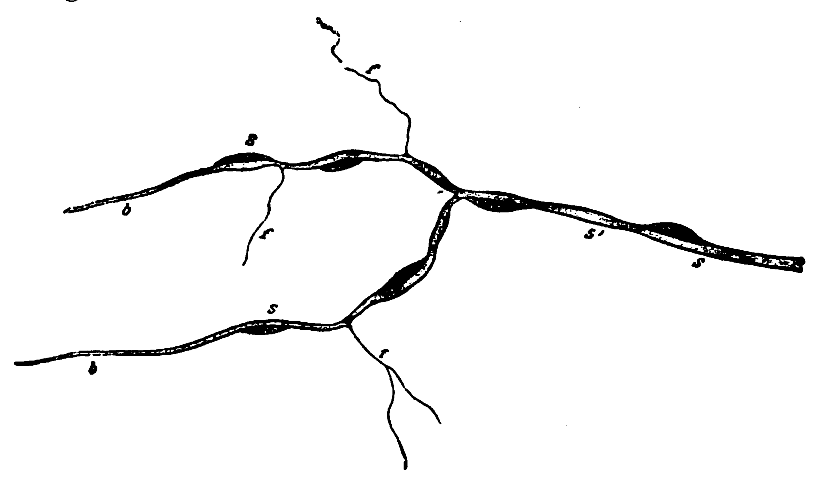


Fig. 250. Nervenfaser von Rana. (Nach Kölliker.)
Bei *s*, *s*, *s* markhaltige Fasern, bei *b*, *b* marklose. *s'* Marksegment. *f* Nackte Achsenzylinder.

II. Marklose Nervenfasern.

Zu ihnen gehören: 1. Die Nervi olfactorii der Wirbeltiere; 2. die meisten Fasern im Sympathicus und dessen Ästen; 3. die Enden aller markhaltigen Fasern; 4. die in der Entwicklung begriffenen, noch nicht mit der Markscheide versehenen Fasern peripherischer Nerven (s. Fig. 250) und 5. die Nerven der Wirbellosen.

Schiefferdecker unterscheidet die marklosen Fasern in:

1. nackte Achsenzylinder und

2. Achsenzylinder mit Schwannscher Scheide, und zwar: a) einfache Achsenzylinder, umgeben von einer vollständigen Schwannschen Scheide; b) Bündel von feinen Achsenzylindern, gemeinsam umgeben von einer mehr oder weniger vollständigen Schwannschen Scheide, sog. Remaksche Fasern.

Die nackten Achsenzylinder finden sich im Zentralnervensystem der niedersten Wirbeltiere, dem Amphioxus und den Cyklostomen. Bei den übrigen Wirbeltieren sind die im zentralen Nervensystem vorhandenen Nervenfasern in der ersten Zeit der Entwicklung, sowie die im Epithel, den Sinnesorganen und den Muskeln enthaltenen Nervenendigungen hierher

zu zählen. Die letzteren sind meist nicht durchweg gleich dick, sondern zeigen stellenweise ungleich gestaltete Verdickungen, Variositäten, die dem Achsenzylinder und dessen Verzweigungen manchmal ein rosenkranzartiges Aussehen verleihen. (Siehe Nervenendigung.)

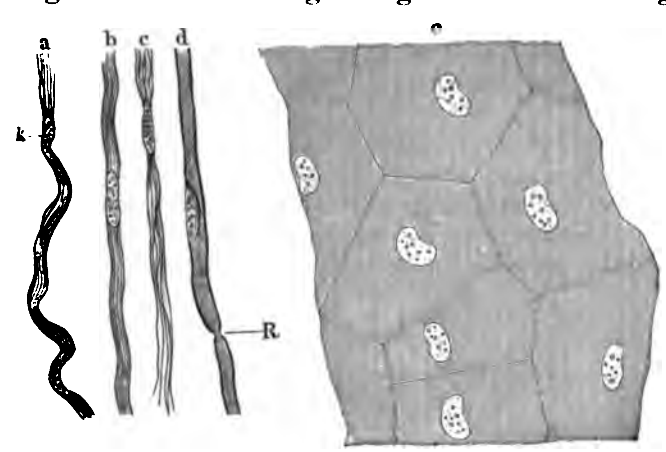


Fig. 251. *a, b, c* Marklose Nervenfasern aus der Milz des Kalbes, *d* eine markhaltige mit Ranvierschem Schnürring *R*. *k* Kerne der Schwannschen Scheide. *e* Ein Stück einer endothelialen Nervenscheide.

Einfache Achsenzylinder mit Schwannscher Scheide zeigen die peripheren Nervenfasern der Cyklostomen und von Amphioxus, ferner die aus den Nervenzellen der Sympathicusganglien abgehenden Fasern. Dem Achsenzylinder liegt die mit länglichen, stäbchenförmigen Kernen versehene feine Schwannsche Scheide dicht an und umhüllt sie vollkommen. Aufserhalb derselben kann noch eine Bindegewebshülle, die Henlesche Fibrillenscheide, vorhanden sein. (Fig. 251 und 252.)

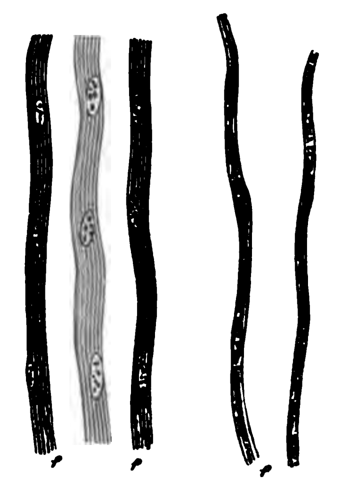


Fig. 252. Marklose Nervenfasern aus dem Sympathicus. (Aus Ellenberger-Günther.)



Fig. 253. Remaksche Faser aus einem Milznerven des Ochsen, längsgeschnitten. (Nach Kölliker.)

Bündelweise Anordnung dieser scheidenhaltigen Achsenzylinder trifft man im sympathischen Nervensystem, in den Milznerven und im Nerv. olfactorius an. Dabei ist nach Kölliker, Schiefferdecker u. a. entgegen der Ansicht von Boveri nicht jede Faser mit einer vollständigen

Schwannschen Scheide versehen. Den Bündeln anliegend treten allerdings längliche Kerne zutage, deren Protoplasmakörper sich nicht leicht darstellen lassen. (S. Fig. 253, 254 und 257.) Kölliker fand bei Zupfpräparaten von Milznerven des Ochsen isolierte oder den Fasern ansitzende, kurz zugespitzte, spindelförmige Zellen, deren Ursprung er nicht angibt, jedoch betont, dafs sie nicht wohl dem umhüllenden Bindegewebe angehören können, weil dessen Zellen mit runden Kernen versehen seien. Schiefferdecker spricht die Ansicht aus, dafs diese Kerne den Zellen der unvollständigen Schwannschen Scheide angehören.

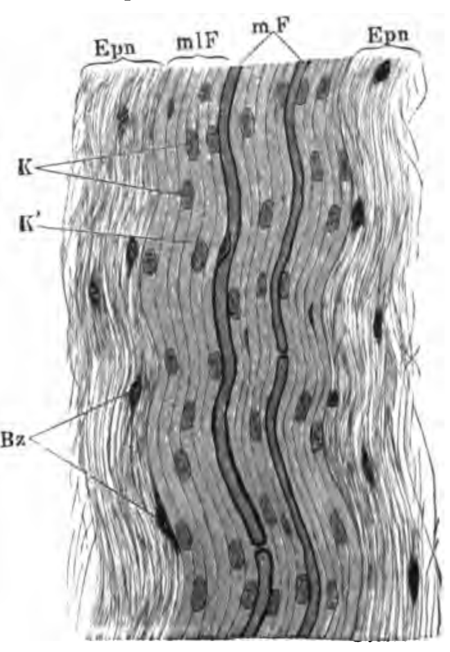
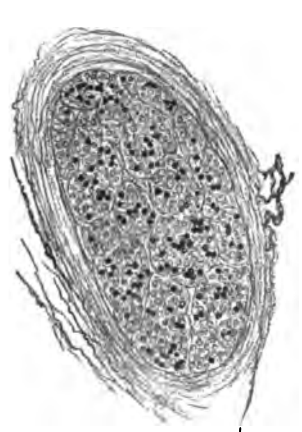
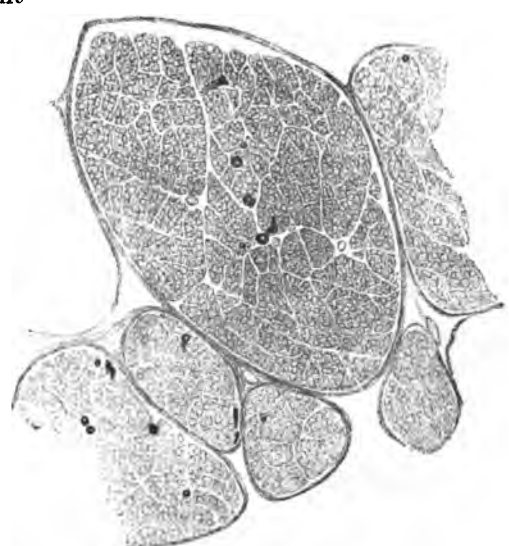


Fig. 254. Stück aus dem Nervus sympathicus des Menschen. (Nach Schiefferdecker.)
Epn Epineurium. *mlF* Remaksche Fasern. *mF* Markhaltige Fasern. *KK'* Kerne der Schwannschen Scheide. *Bz* Bindegewebszellen.

Die Remakschen Fasern wurden namentlich von Axel Key, Retzius, Kölliker, Boveri u. a. an Milznerven der Wiederkäuer und des Kaninchens untersucht. Sie sind im allgemeinen rundliche, 3—4 μ starke Fibrillenbündel, die sich aus den etwa 1 μ starken Remakschen Fibrillen (Kölliker) zusammensetzen. (S. Fig. 255, 256, 258 und 259.) Die letzteren sind nichts anderes als die Achsenzylinder sympathischer Nervenzellen, daher die Remakschen Fasern kleinen Nervenbündeln entsprechen.


Fig. 255. Querschnitt eines kleinen Milznervenastes des Kalbes. (Nach Kölliker [Golgi].)


Fig. 256. Einige Bündel der Milznerven des Ochsen. (Nach Kölliker.)

Auch die Nervi olfactorii sind zu Bündeln angeordnet. Sie bilden die sog. „Geruchsnervenfaserbündel“, beim Kalbe zylindrische Stränge von 0,08—0,57 mm Stärke, die sich aus den Primitivbündeln (Kölliker), Primitivfasern (Schultze), aufbauen. Jedes Primitivbündel besteht aus

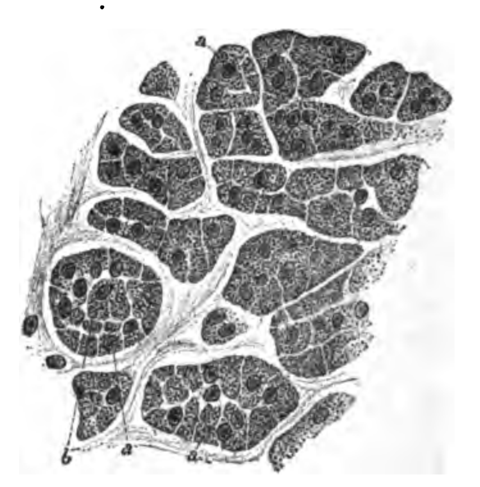


Fig. 258. Sekundäre Bündel eines Milznerven des Ochsen, quer geschnitten. Osmium, Karmin.
(Nach Kölliker.)
a Sekundäre Bündel. *b* Remaksche Fasern.



Fig. 257. Remaksche Fasern aus Milznerven des Ochsen. Mit Osmium und Karmin behandelt, zerzupft.
(Nach Kölliker.)

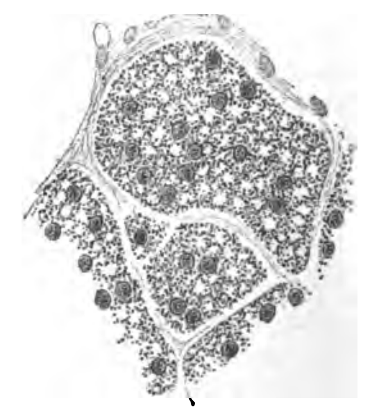


Fig. 259. Sekundäre Bündel eines Milznerven des Ochsen. (Chromsäure, Karmin.)
(Nach Kölliker.)

den Primitivfibrillen oder Olfactoriusfäserchen und ist mit einer Hülle versehen. Jede Primitivfibrille ist anzusehen als Achsenzylinder einer Riechzelle in der Regio olfactoria. Die Gröſse der Primitivbündel schwankt bei Säugetieren zwischen 4 und 22 μ. Sie stellen deutlich voneinander abgegrenzte polygonale Feldchen dar, die sowohl am Rande wie im Innern

längliche, aber nicht stäbchenförmige Kerne besitzen. (S. Fig. 260 und 261.) Die Kerne gehören den bindegewebigen Scheiden und einer interfibrillären Substanz an. (Kölliker.)

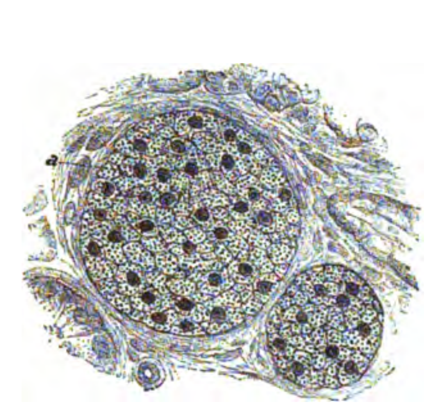


Fig. 260. Zwei sekundäre Bündel aus dem Olfactorius des Ochsen, quergeschnitten. (Chromsäure, Karmin.) (Nach Kölliker.)
a Primitivbündel, in denen die Olfactoriusfibrillen als feine Pünktchen erscheinen.

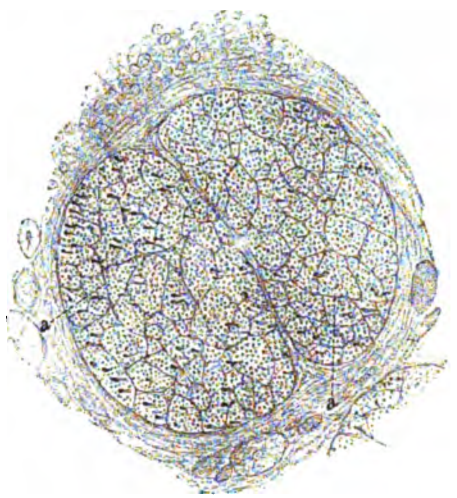


Fig. 261. Zwei sekundäre Bündel des Olfactorius aus der Nasenschleimhaut des Ochsen. (Nach Kölliker.)
a Primitivbündel.

Neuroglia.

Die Stützsubstanz des Gehirns und Rückenmarks oder Neuroglia besteht bei Embryonen zuerst nur aus den sog. Ependymzellen, welche als zylindrische Elemente den Zentralkanal des Rückenmarks umschliefsen und mit langen, bis an die Peripherie des Markes verlaufenden Fortsätzen versehen sind. Anfänglich sind diese Fasern ausschliefslich radiär angeordnet und verbreitern sich an der Oberfläche des Rückenmarkes mehr oder weniger stark. Später gesellen sich diesen Stützzellen andere aufserhalb des Bereiches des Zentralkanales zu, die auch anders geformt sein können, jedoch ohne Ausnahme mit Fortsätzen versehen sind.

Beim ausgewachsenen Tiere trifft man spindelförmige, sternförmige, linsen- oder kürbiskernähnliche Zellen an, die einen deutlichen, zentralständigen, rundlichen oder ovalen Kern enthalten. Nach ihren Fortsätzen unterscheidet Kölliker Langstrahler und Kurzstrahler. Erstere finden sich vorherrschend in der weifsen Substanz und besitzen längere, im Kaliber gleichmäfsigere und seltener verzweigte Fortsätze, während letztere häufiger in der grauen Substanz angetroffen werden und mit kürzeren, stärker verzweigten, stellenweise dicken und wieder dünneren Fortsätzen versehen sind. Die Gröfse der Zellen beträgt beim Ochsen 15—50 μ, beim Hund 5—15 μ. Die Zahl der Fortsätze beläuft sich auf 10—20 und mehr.

In bezug auf das genauere Verhalten der Fortsätze zu den Zellen ist zu erwähnen, dafs Ranvier Gliazellen beobachtete, bei denen die Fortsätze den Zellen nur angelegt waren oder durch das Protoplasma hindurch-

zogen, ohne eigentliche Ausläufer desselben zu bilden. Kölliker spricht die Ansicht aus, dafs die Befunde von Ranvier mit Rücksicht auf die Untersuchungen von Golgi und Gierke in folgender Weise zu deuten seien: Viele Gliazellen erzeugen während der Ausbildung der Fortsätze auf einer Seite der Zelle eine besondere Platte, in der sämtliche Fortsätze zusammentreffen. Solange das Wachstum der Fortsätze dauert, bleibt die Platte in innigem Zusammenhange mit dem kernhaltigen Protoplasmateil der Zelle. Später kann sie sich aber unter besonderen Umständen von letzterem abtrennen, so dafs kernhaltiger Teil der Zelle und Fortsatzplatte mit Fortsätzen getrennt bestehen können.

Die Gliazellen bilden mit ihren Ausläufern ein netzartiges Gerüst im Zentralnervensystem, das bei diesem einläfslicher abgehandelt wird.

Das periphere Nervensystem.

Das Nervensystem stellt ein zusammenhängendes Ganze dar, ist im ganzen Körper verbreitet und kommt in fast allen Organen und Geweben vor. Man unterscheidet an demselben 1. die Zentralorgane, Gehirn und Rückenmark. Sie werden an anderer Stelle besprochen; 2. die Nervenstämme; 3. die in die Bahnen derselben eingestreuten Ganglien; 4. die Endverzweigungen und Endigungen der Nerven. Die ad 1, 2, 3 genannten Teile stellen selbständige Körperteile, Organe dar, während die Endigungen der Nerven meist in den Aufbau der Organe mit hineingezogen und diesem gemäfs typisch angeordnet sind.

1. Nerven.

Die Nerven bilden mehr oder weniger dicke, weifsliche oder weifslichgelbliche Stränge, die von den Zentralorganen zu den einzelnen Organen hinziehen. Sie werden aus Nervenfasern und bindegewebigen Hüllen zusammengesetzt und können stellenweise Nervenzellen in kleineren und gröfseren Gruppen vereinigt enthalten. Die Nervenfasern verlaufen in den Nerven bündelweise angeordnet. Je nach Tierart und Stärke der Nerven findet man gröfsere und kleinere Bündel. So z. B. findet man im Nervus tibialis des Rindes nach Goehler Bündel von 45 μ bis zu 550 μ im Durchmesser, beim Pferd im Nervus ischiadicus solche von 140 μ bis zu 1150 μ an. Zur besseren Übersicht der Gröfse der Bündel, sowie der Dickenverhältnisse der Nervenfasern und ihres Achsenzylinders diene folgende Zusammenstellung nach Goehler:



Durchmesser der Nervenbündel, Nervenfasern und des Achsenzylinders in μ.

	Durchmesser der Nervenbündel			Durchmesser der Nervenfasern	Durchmesser des Achsenzylinders
	grofse	mittlere	kleine		
Medianus des Rindes	700	240	75	12, 16, 18, 20, 28	6—8
„ „ Pferdes	480	124	63	10, 12, 20	4
Radialis des Rindes	440	160	53	16, 18, 26	2—4
„ „ Pferdes	560	320	56	4, 5, 6	2—3
Axillaris des Rindes	650	460	47	10, 12, 16	4—8
„ „ Pferdes	350	220	50	4, 7, 6, 8	4
Ulnaris des Rindes	450	260	50	8, 10, 23, 27, 32	4—6
„ „ Pferdes	650	380	80	1½, 4, 6, 8, 18	0,2—4—6
Ischiadicus des Rindes	880	480	184	12, 15, 26, 32	4—8
„ „ Pferdes	1150	640	140	10, 16, 28	2-5
Tibialis des Rindes	550	420	45	16, 18, 24, 29, 37	8—10—12
„ „ Pferdes	480	240	50	16, 20, 26, 28	4—8
Peroneus des Rindes	220	190	60	12, 18, 22, 25	4—8
„ „ Pferdes	200	110	56	4, 7, 9, 10	2—4

Ebenso wechselt die Zahl der Nervenfasern in den Bündeln. Aus folgender Übersicht über die Zahl der Nervenfasern in einem Bündel von 160 μ ergibt sich Näheres über Pferd und Rind:

Ischiadicus des Rindes	88
„ „ Pferdes	72
Radialis des Rindes	84
„ „ Pferdes	92
Axillaris des Rindes	76
„ „ Pferdes	114
Medianus des Rindes	142
„ „ Pferdes	186
Tibialis des Rindes	66
„ „ Pferdes	174
Ulnaris des Rindes	108
„ „ Pferdes	122
Peroneus des Rindes	78
„ „ Pferdes	164

Die Nervenbündel können in einem Nervenstrang entweder gleichmäfsig zerstreut oder zu Gruppen angeordnet sein. So kann man beispielsweise die Verteilung der Nervenbündel in Extremitätennerven bei Pferd und Rind finden:

In Gruppen:

Nervus medianus des Rindes
Nervus radialis „ „ und Pferdes
Nervus axillaris „ „
Nervus ulnaris „ „
Nervus ischiadicus des Rindes und Pferdes
Nervus peroneus „ „

Gleichmäfsig zerstreut (keine Gruppenbildung):

Nervus medianus des Pferdes
Nervus axillaris „ „
Nervus ulnaris „ „
Nervus tibialis des Pferdes und des Rindes
Nervus peroneus des Pferdes.

Diese Anordnung wechselt erheblich, wie man sich an Querschnitten durch Nerven an verschiedenen Stellen ihres Verlaufes leicht überzeugen

kann. Das Verhalten der Hüllen dabei soll weiter unten noch genauer erörtert werden.

Wie aus der ersten Tabelle ersichtlich, differiert die Dicke der Nervenfasern in einem Nervenfaserbündel erheblich. Hierbei treten die verschieden kalibrigen Fasern gleichmäfsig gemischt auf, oder es können auch Bündel dünnster Fasern entweder mehr zentral oder peripher verlaufen. Wie sich diese Anordnung bei der Teilung eines Nerven in seine Endäste umändert, ist nicht bekannt. Möglicherweise könnte bei dieser bündelweisen Zusammenstellung der Fasern in einem gröfseren Nerven bei grofsen Tieren schon eine Einteilung der Fasern für bestimmte

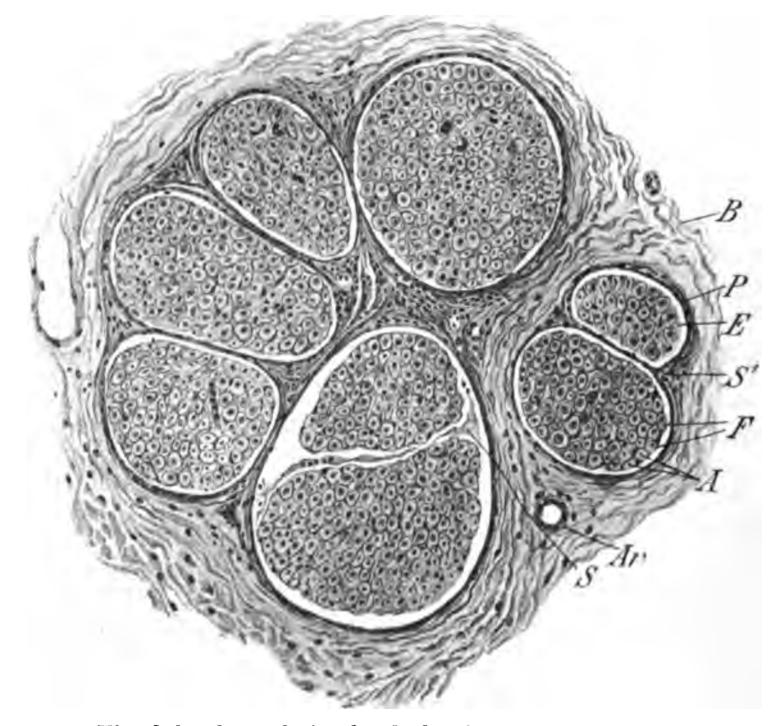


Fig. 262. Querschnitt durch den Facialis des Pferdes.
B Epineurium. *P* Perineurium. *E* Endoneurium. *S* Endoneurales Septum. *S*¹ Perineurales Septum. *F* Markhaltige Nervenfasern. *A* Achsenzylinder. *Ar* Arterie.

Wegstrecken vorgezeichnet sein. Einen viel geringeren Unterschied der Nervenfaserdicken beobachten wir in den Gehirnnerven. So treffen wir im Facialis und Vagus selten ganz dünne Fasern an, jedenfalls liegen die Extreme niemals so weit auseinander wie bei den Extremitätennerven. (S. Fig. 262 und 263.)

Die Tatsache, dafs die Nerven verschieden dicke Nervenfasern besitzen, hat mehrere Forscher bewogen, nach den Ursachen dieser Verschiedenheit zu suchen. Zu den Ursachen glaubte man die spezifische Verschiedenheit der Nervenfasern zählen zu dürfen. So wurde behauptet, dafs sich die Fasern des Gehirns und Rückenmarks im allgemeinen durch gröfsere Feinheit vor denen des peripherischen Nervensystems auszeichneten. Ein spezifischer Unterschied wurde auch für die vereinzelten, markhaltigen Nervenfasern des Sympathicus angegeben. Besonders betonte man, dafs die Fasern der motorischen Wurzeln der Spinalnerven eine bedeutendere Stärke besitzen als diejenigen der sensiblen Wurzeln. Es ist das Verdienst Schwalbes, in dieser

Beziehung näheren Aufschlufs gegeben zu haben. Nach diesem Autor „ist die Dicke der Nervenfasern in den Wurzeln der Spinalnerven abhängig von der Länge der Nervenstrecke, und zwar derart, dafs die dicksten Nervenfasern sich in den zu den längsten Nerven gelangenden Wurzeln finden". Denn es wachsen, wie Schwalbe bemerkt, mit der Länge der Strecke die Widerstände in den Nervenfasern, den leitenden Elementen des Nervensystems, daher wächst auch der Querschnitt der einzelnen Leitungsfäden. Dieses Gesetz gilt sowohl für die motorischen wie auch für die sensiblen Nervenfasern. Im Verlaufe der Nervenstrecke erleidet nun der Querschnitt bedeutende Modifikationen. Von Einflufs auf den Anfangsquerschnitt sind: 1. die Gröfse des Tieres, 2. die physiologische Qualität der Nervenfasern und 3. die häufigere oder seltenere Leitung. Bezüglich der Gröfse des Tieres fand Schwalbe, dafs z. B. Mensch und Frosch sehr dicke und sehr dünne Nervenfasern besitzen, während die Fledermaus viel kleinere Differenzen im Kaliber aufweist. Das Maximum beträgt beim Menschen 0,0234 mm, das Minimum 0,0018 mm, beim Frosch 0,0189 bezw. 0,0018 mm, bei der Fledermaus

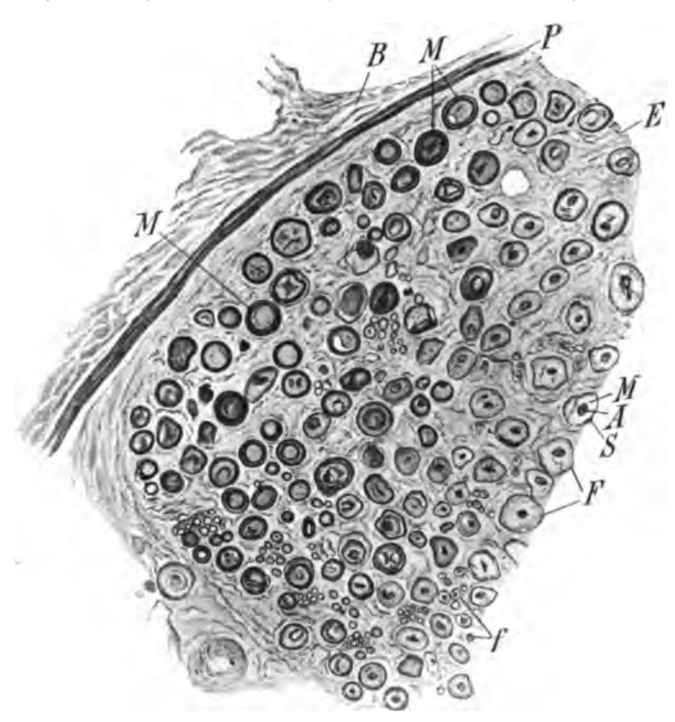


Fig. 263. Querschnitt durch den Nerv. medianus des Hundes.
B Epineurium. *P* Perineurium. *E* Endoneurium. *F* dicke markhaltige, *f* dünne markhaltige Nervenfasern. *S* Schwannsche Scheide. *M* Markscheide. *A* Achsenzylinder.

dagegen 0,0081 bezw. 0,0018 mm. Auch individuelle Unterschiede können beobachtet werden. Der Einflufs der Qualität ergibt nach den Untersuchungen dieses Autors, dafs 1. die sensiblen Fasern in ihren Kalibern gewissermafsen empfindlichere Reagenzien auf die Länge der Nervenstrecke sind als die motorischen und 2. die Nervenfasern motorischer Wurzeln höhere Maxima erreichen als die gleichnamigen sensiblen.

Über den Einflufs der häufigeren oder seltneren Innervation (Übung) der Nerven auf ihr Stärke haben die Untersuchungen Schwalbes nichts besonders Bemerkenswertes ergeben. Dagegen fand auch er, dafs die dicksten Achsenzylinder in den dicksten Nervenfasern angetroffen werden. Nährich erhielt bei seinen Untersuchungen über die Nerven des Hundes folgende diesbezügliche Resultate: 1. In allen Nerven des Körpers findet man Nervenfasern von sehr verschiedener Dicke und markreiche neben markarmen Fasern. 2. Zwischen motorischen und sensibilen Nerven besteht kein für eine sichere Diagnose brauchbarer Unterschied hinsichtlich ihres Faserkalibers. 3. Die Dicke des Achsenzylinders richtet sich nach dem Kaliber der Nervenfaser. 4. Die längsten Nervenstämme besitzen die dicksten Fasern.

In bezug auf die Zusammensetzung des Nervus sympathicus haben Gaskell und Edgeworth beim Hunde drei Faserarten beschrieben: grofse Sympathicusfasern von 7,2—9,0 μ Durchmesser und einer Markscheide von 1,3—1,8 μ Dicke; mittlere markhaltige Vagusfasern von 4,5—6,3 μ und einer Markscheide von ca. 0,9 μ; kleine markhaltige von 1,8—3,6 μ. Aufserdem fanden sie noch dünnere markhaltige und ferner marklose Fasern. Fischer traf bei der Katze aufser marklosen Fasern: 7,2—14 μ, ferner 4,5—7,0 μ und endlich 1,7—4,0 μ starke markhaltige Fasern an, die eine Markscheide von 1,7—2,5 μ bezw. 0,6—1,7 μ bezw. 0,5—1,0 μ Dicke besafsen. Die Herkunft dieser Fasern betreffend, ist Fischer der Ansicht, dafs die sog. grofsen Vagusfasern Gaskells cerebrospinaler Abkunft seien, jedoch nicht durchgängig vom Vagus stammen. Die feinen markhaltigen und markarmen entstehen zum allergröfsten Teile aus den sympathischen Ganglien, wie auch alle marklosen Fasern. Über die Besonderheiten des Baues des N. sympathicus der Ziege und den Bau des N. depressor von Katze und Ziege findet man Genaueres in der Arbeit von Fischer (s. Literaturverzeichnis 1904).

Hüllen und Stützgewebe der Nerven.

Die Nervenhüllen werden aus Bindegewebe hergestellt, das zum Teil in Form von Röhren, zum Teil als lockeres, häufig mit Fett durchmischtes Ausfüllgewebe erscheint. Im allgemeinen wird jeder Nerv von einer Hülle umgeben, die Scheidewände ins Innere hineinschickt. Im Innern verlaufen, wie schon oben angegeben wurde, die Nervenfasern bündelweise, wobei jedes Bündel wiederum eine eigene Hülle besitzt. Zwischen den Bündeln findet sich das mit Fett, Blut- und Lymphgefäfsen versehene Ausfüllgewebe vor. Die gemeinschaftliche Hülle, Epineurium, Perineurium externum, Henlesche Scheide, blätterige Scheide, besteht aus mehreren Lamellen oder Blättern und ist um so dicker, je mehr Druck und Reibung der Nerv auszuhalten hat. Die die einzelnen Nervenfaserbündel umgebenden Röhren, das eigentliche Perineurium (Perin. internum), sind ebenfalls lamellär gelagert und auf ihrer inneren Fläche mit einem Endothelüberzug versehen. Vom Perineurium treten Blätter in die Faserbündel hinein und teilen diese wieder in kleine primäre Bündelchen von Nervenfasern ab. Von hier aus gehen endlich abermals Lamellen in das Innere der Bündelchen und trennen die Nervenfasern voneinander, so dafs jede Faser von einem besonderen Häutchen umschlossen wird (Henlesche Scheide). Zwischen den primären Faserbündeln resp. ihren Scheiden und zwischen den von der Henleschen Scheide umhüllten Fasern findet sich auch ausfüllendes Bindegewebe (Endoneurium, intrafascikuläres Gewebe). Das Stützgewebe stellt demnach ein vielfächeriges lamelläres Scheidewandsystem dar, in dessen Fächern (resp. an dessen Innenwänden) die nervösen Elemente liegen, während zwischen den Aufsenwänden zum Ausfüllen der Lücken lockeres Bindegewebe (interfascikuläres Gewebe) eingelagert ist. In dem Stützgewebe liegen die Nervenfasern in folgender Anordnung: Jede Faser ist von einer Stützlamelle (Henlesche Scheide) umhüllt. Die Fasern vereinigen sich zu kleinen Bündeln, den Primärbündeln, diese mit gleichen zu Sekundär- und diese mit anderen zu Tertiärbündeln und zum Nerven.

Alle Bündel sind von blätterigen Scheiden umhüllt und alle Lücken zwischen ihnen durch Interstitialgewebe ausgefüllt.

An den Teilungsstellen von Nerven verhält sich das Bindegewebe in folgender Weise: Unweit proximal der Teilungsstellen sieht man etwas stärkere, endoneurale Septen auftreten, die sich distal verdicken und auf diese Weise das Bündel in zwei oder mehrere, meist ungleich grofse Zweigbündel trennen. Bald sind diese Septen so stark geworden, dafs sie die Dicke des Perineuriums erreicht haben, worauf eine vollständige Trennung des Stammbündels erfolgt und die Zweigbündel nach verschiedenen Richtungen auseinandergehen.

Die Ansichten über den Bau des Stützgewebes sind verschieden. Nach Ranvier sind die kleinen Nerven einfach von einem fein eingerollten Bindegewebshäutchen umgeben, d. h. sie stecken in membranösen, strukturlosen, hyalinen oder schwach granulierten, kernhaltigen Röhren (Henle). Die dickeren Nerven umhüllt eine Anzahl konzentrischer Blätter, und zwar sind die Lamellen, wie bereits oben angegeben, um so zahlreicher, je mehr der Nerv Druck und Reibung auszuhalten hat. Die Lamellen bestehen aus Bindegewebsbündeln, die in den oberflächlichen Platten dick, in den inneren dicht und fein sind, dicht aneinanderliegen oder sich kreuzweise dicht verfilzen. Zwischen ihnen finden sich noch elastische Körner, Rosenkranzfasern, Platten und Kittsubstanz. Die Lamellen färben sich stark mit Karmin und sind mit zusammenhängender Endothelschicht belegt und manchmal durch akzessorische Scheiden miteinander verbunden. Bei der Teilung der Nerven verhalten sich die Hüllen wie Blutgefäfswände. Die gröfsere Röhre teilt sich in kleinere usw., und so setzt sich die Hülle bis auf die zuletzt einzeln verlaufenden Nervenfasern fort. Diese sind dann mit zwei Hüllen, der Schwannschen und der Henleschen Scheide (der Fortsetzung der Nervenhülle) umgeben, zwischen denen sich lymphatisches Plasma befindet.

Das inter- resp. perifascikuläre Gewebe besteht nach Ranvier aus mit platten Zellen bedeckten, elastischen Fasern und event. auch Fettzellen enthaltenden Bindegewebsbündeln, die fast alle der Länge nach verlaufen. Die elastischen Fasern bilden langgezogene Netze. Nahe an den blätterigen Scheiden bildet auch dieses Gewebe Lamellen.

Das intrafascikuläre Gewebe besteht aus Bindegewebsfasern und Zellen ohne elastische Fasern. Die Bindegewebsfasern verlaufen der Länge nach und umhüllen die Nervenfasern. Die Bindegewebszellen erscheinen hohlziegelartig. Neben diesem Gewebe kommen noch Blätter vor, die von der blätterigen Scheide abstammen, Blutgefäfse führen und das Bündel in kleine Bündelchen abscheiden. Nach Key und Retzius ist auch das Epi- und Endoneurium lamellär eingerichtet.

Die Stärke des epineuralen Gewebes variiert aufserordentlich. Beim Rinde z. B. trifft man in den Extremitätennerven starke, auch bei mageren Tieren mit Fett versehene Scheidewände an, die bis zu 0,06 und 0,08 mm dick werden, während bei den gleichen Nerven des Pferdes sie nur 0,03 bis 0,04 mm erreichen und auch bei fetten Pferden kein Fettgewebe beherbergen.

a) Die Blutgefäfse sind in den Nerven reichlich vertreten. Sie verlaufen in dem Bindegewebe derselben und bilden ein Kapillarsystem,

welches zwischen den primären Bündeln und den Fasern liegt und sehr langgezogene Maschen bildet. Die Kapillaren verlaufen mit den Fasern und geben nur spärlich Äste zur Verbindung mit anderen ab. Im perifascikulären Gewebe verlaufen die Äste der Blutgefäfse, kommen aber auch Kapillarnetze vor. Die kleinsten Nerven sind frei von Blutgefäfsen und nur von Plasma umgeben, welches von den umliegenden Gefäfsen herstammt.

Mit Bezug auf die Verteilung der Blutgefäfse läfst sich bei Pferd und Rind ein ziemlich auffälliger Unterschied an den Extremitätennerven konstatieren. Die im Epineurium verlaufenden gröfseren Blutgefäfse verlaufen beim Rind meist in der Mitte gröfserer Fettstränge, beim Pferd findet sich dagegen eine gröfsere Zahl kleinere Gefäfse im Innern der Bündel.

b) Die Lymphgefäfse. In den blätterigen Scheiden und in den Nervenbündeln kommen keine Lymphgefäfse, sondern nur Lymphräume vor, namentlich liegt um jede Nervenfaser herum ein solcher Hohlraum. Wirkliche mit Wandungen versehene Lymphgefäfse finden sich nur in dem perifascikulären Bindegewebe.

c) Die Nerven. In den gröfseren Nerven kommen kleine Nerven (Nervi nervorum), welche die Gefäfswände versorgen und vielleicht auch sensible Fasern für die Nerven selbst enthalten, vor.

Verlauf. Die Nervenfasern kommen bündelweise aus den Zentralorganen mit einer bindegewebigen Hülle. Diese vereinigen sich zu einem Stamm. Letzterer durchbohrt die Arachnoidea und Dura und bekommt eine bindegewebige Scheide von ihnen. Die Schilderung des weiteren Verlaufs bis in die Organe ist Gegenstand der makroskopischen Anatomie. In den Organen verästeln sich die Nerven in immer feinere und feinere Zweige, endlich in die einzelnen Nervenfasern. Diese zerspalten sich schliefslich in die Fibrillen, die unter Umständen Fibrillengeflechte bilden und in verschiedener Art und Weise enden. Auch die gröberen Äste markloser Nerven bilden häufig einen Plexus, der oft mit Nervenzellen und Ganglien ausgestattet ist. Bemerkenswert ist, dafs sich die Nervenfasern im Nerven gewöhnlich nicht teilen, sondern ungeteilt bis zum Endorgane verlaufen, dafs die Nerven aber im Verlaufe oft Konjugationen eingehen, indem Fasern von einem Nerven zum andern hinübergehen und in dessen Bahn eintreten. Bei beiderseitiger Konjugation entsteht eine Nervenkreuzung.

Die Nervenplexus in den Organen, namentlich in den Häuten, sind ganz verschieden gestaltet und enthalten in ihren Kreuzungspunkten oft, aber nicht immer Ganglienzellen (Plexus myentericus Auerbachi); es gibt auch Geflechte, die gar keine Nervenzellen enthalten. An den Zweigen der Nerven in den Organen sitzen nicht selten vereinzelte Nervenzellen von aufsen an (in der Ausbreitung der Geschmacksfasern in der Papilla vallata verschiedener Tiere). Das Verhalten der Nerven in den einzelnen Organen wird bei Darstellung der mikroskopischen Einrichtung derselben geschildert werden.

Die Ernährung der Nerven. Das von den Blutgefäfsen gelieferte Plasma umspült die Nervenfasern. Bei den marklosen Fasern dringt es langsam an allen Stellen in die Nerven ein, indem es die Protoplasmaschicht durchzieht. Bei den markhaltigen Fasern soll nach Ranvier

der Eintritt nur an den (marklosen) Schnürringen, jedoch dort sehr rasch erfolgen. Das Verbrauchte gelangt in die Hohlräume um die Fasern usw. und allmählich in die perifascikulären Lymphgefäfse.

2. Die Ganglien.

Alle Anhäufungen von Nervenzellen im Verlaufe eines Nerven werden Ganglien genannt; man unterscheidet zwischen makroskopischen und mikroskopischen und aufserdem zwischen cerebrospinalen

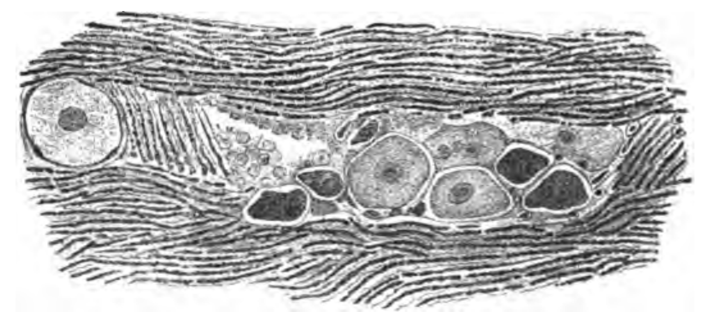


Fig. 264. Aus einem Spinalganglion der Katze. (Aus Ellenberger-Günther.)

und sympathischen Ganglien. Die makroskopischen Ganglien stellen selbständige Organe dar, während die mikroskopischen (Fig. 266) in den Bau der Organe, in denen sie vorkommen, hineingezogen sind; letztere werden deshalb bei den Organbeschreibungen geschildert werden. Die makroskopischen

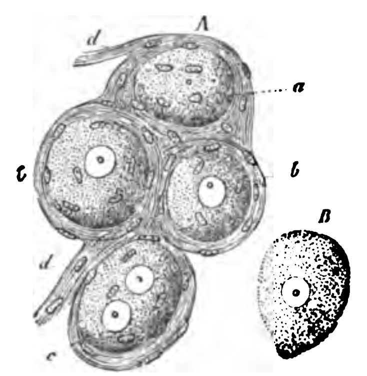


Fig. 265. *A* Ganglienzellen in bindegewebigen Hüllen. *B* Eine Zelle ohne Hülle.

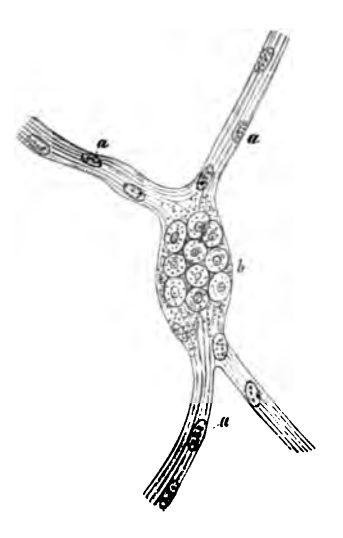


Fig. 266. Ein mikroskopisches Ganglion aus dem Pansen eines Rindes. (Ellenberger.)

Ganglien haben folgenden Bau: Das Körperchen ist von einer bindegewebigen, kernhaltigen Hülle, der Fortsetzung der Scheide der ein- und austretenden Nerven umgeben. In demselben finden wir: 1. ein zartfibrilläres, bindegewebiges Gerüst mit einem Kapillarnetz und Lymphgefäfsen, 2. die einfach durchlaufenden oder sich plexusartig ver-

flechtenden Nervenfasern und 3. die Ganglienzellen, die in Haufen oder in Reihen zwischen dem übrigen Gewebe liegen, kernhaltige Hüllen besitzen (Fig. 264 und 265) und mit den Nervenfasern in continuo verbunden sind. Sie finden sich peripher reichlicher als zentral.

Die sensiblen Ganglien enthalten grofse kugelige oder abgeplattete Zellen mit konzentrisch geschichteter Hülle. Diese sind unipolar (Rawitz, Henle, Schwalbe); ihr Fortsatz teilt sich T-förmig (Ranvier). (Arndt hält die Zellen für bipolar.) Sie besitzen keine Protoplasmafortsätze. Zu diesen Ganglien gehören: die Spinalganglien, das Ganglion semilunare Gasseri, Ganglion geniculi, Acusticusganglion, Ganglion petrosum und Ganglion vagi.

Die sympathischen Ganglien enthalten kleinere, aber multipolare Zellen, deren Fortsätze sich verästeln und marklose Fasern bilden. (S. Fig. 266.) Neben diesen Zellen kommen Haufen von fortsatzlosen Zellen vor, die als die Jugendform der multipolaren angesehen werden.

Über die Ganglien der Katze und Ziege finden sich in der Arbeit von Fischer speziellere Angaben, auf die zu verweisen ist. Hier soll nur noch auf eigenartige, ganglienartige, dem sympathischen Nervensystem angegliederte, von diesen aber leicht unterscheidbare Gebilde hingewiesen werden, die genetisch vom N. sympathicus abstammen und von Kohn, Schaffer u. a. genauer untersucht worden sind. Sie enthalten eigenartige spezifische Zellen, die wegen ihrer Affinität zu Chromsäure als chromaffine Zellen bezeichnet worden sind. Diese Zellen gehören einem besonderen Zelltypus an, der vielen Wirbeltierklassen zukommt und in den embryonalen Sympathicusganglien entsteht, so dafs die chromaffinen Zellen und die aus ihnen aufgebauten Organe oder Organteile stets in Verbindung mit dem N. sympathicus sind.

Einzelne chromaffine Zellen und kleinere Gruppen dieser kommen als charakteristische diffuse Einlagerungen inmitten der sympathischen Ganglien und Nerven vor. Kleine, zu umschriebenen Körperchen vereinigte Verbände solcher Zellen stehen mit den sympathischen Ganglien in direkter geweblicher Verbindung und liegen den letzteren unmittelbar an, Paraganglien. Bei gröfseren Paraganglien kann das nachbarliche kleinere Sympathicusganglion wie ein Anhängsel des ersteren erscheinen. Endlich können gröfsere und kleinere Paraganglien als mehr selbständige Gebilde auftreten, bei denen übrigens der Zusammenhang mit dem Sympathicus immer noch leicht nachweisbar ist. Man findet sie an vielen Ganglien im ganzen Verbreitungsgebiet des Sympathicus, besonders leicht bei Neugeborenen und älteren Föten; speziell am Halssympathicus, Paraganglion intercaroticum, in der Bauch- und Beckenregion, besonders grofs an dem sympathischen Geflecht längs der Bauchaorta (Paraganglia aortae abdom.). Von gröfstem Interesse ist die organische Verbindung der Nebenniere der höheren Wirbeltiere mit diesen Gebilden. Die Marksubstanz der Nebenniere ist nach Kohn u. a. nichts anderes als ein mächtiges, solides Agglomerat von chromaffinen Zellen.

Die Paraganglien bezw. die wesentlich aus chromaffinen Zellen aufgebauten ganglienartigen Gebilde unterscheiden sich von den eigentlichen sympathischen Ganglien unter dem Mikroskope durch das auffallende Überwiegen der zelligen Bestandteile. Bei oberflächlicher Untersuchung erscheinen sie nach der Anordnung ihrer Elemente eher wie epitheliale

Organe, um so mehr, als auch ihre Zellen, trotz mannigfacher Ähnlichkeit, nicht dem Typus der Nervenzellen entsprechen, vielmehr in mancher Hinsicht an Epithelzellen erinnern. Was sie aber ganz besonders auszeichnet und ihre Auffindung auch da erleichtert, wo sie in geringer Zahl auftreten, ist die Eigenschaft, sich in Chromsäure und in Lösungen chromsaurer Salze zu bräunen, ihre Chromaffinität.

3. Nervenendungen.

Gegen ihr Ende zu verliert die Nervenfaser ihre Hüllen und besteht schliefslich nur noch aus dem Achsenzylinder, der beim Eintritt in die Gewebe sich verästelt bezw. sich in seine Fibrillen aufzweigt. Ausnahmsweise kann derselbe unverzweigt in einen besonderen Endapparat eintreten. Je nach der Natur bezw. Funktion der Nerven kann man Endigungen der sekretorischen, der sensiblen und der motorischen Nerven unterscheiden.

I. Die Endung der sekretorischen Fasern in den Drüsen darf zur Stunde als freie Nervenendung angesehen werden. Von Pflüger, Kupffer u. a. soll der Eintritt der Fibrillen in die Drüsenzellen gesehen worden sein, was sich nach den vielen neueren Untersuchungen von Retzius, Dogiel, Klein, Colasanti, Maschke, Arnstein u. a. als irrtümlich herausstellt. Nach Maschke bilden die feinen Nervenästchen in den Speicheldrüsen des Kaninchens interalveoläre Netze, aus denen die Fibrillen heraustreten, die Membrana propria durchbohren und zu einem Interzellularplexus zusammentreten. Gegenüber den Angaben von Korolkow, Berkley und Monti, dafs die Nerven der Leber interzellulär enden (Zwischenleberzellen-Balkengeflecht, Korolkow), findet Tricomi Allegra interzelluläre Nervenfäserchen, die zu einem perizellulären Netz zusammentreten und ferner ein intrazelluläres und endozelluläres Netz bilden; vom letzteren unterscheidet Allegra noch ein endozelluläres, perinukleäres Netz.

Retzius sah in der Milz, den Nieren, Ovarien und Spermarien besonders stark ausgebildete Nervengeflechte an den Blutgefäfsen, namentlich an den Arterien. In der Milz treten von hier aus einige wenige Fasern, die sich aufzweigen, in die Pulpa ein. Im Ovarium bilden sie Geflechte um die Follikel herum, ziehen jedoch mit bis in die Granulosa hinein. Ebenso fand Retzius im Hoden der Katze nur die Samenkanälchen umspinnende Fasern; niemals konnte er mit Sicherheit Fasern, die die Kanälchenwand durchbohrten, wahrnehmen. Riese dagegen beobachtete bei der Frau, beim Schaf und bei der Katze, dafs die Nerven einen grofsen Teil des Ovarialstromas bilden und wenigstens bei der Katze sicher in den Follikel eindringen und in der Granulosa enden.

II. Die sensiblen Nerven enden entweder frei (z. B. im Epithel) oder in Terminalnetzen oder in Knöpfchen oder endlich in Zellen.

a) Die Terminalnetze (Retia terminalia). In vielen Organen hat man zarte Nervenfibrillengeflechte gefunden und beschrieben und dieselben als Endplexus aufgefafst (s. Fig. 267). Sie bestehen aus nackten Achsenfibrillen oder Achsenzylindern oder aus solchen mit Hüllen. Die Endnetze stellen wirkliche Anastomosen der genannten Gebilde dar, während die im Verlaufe der Nerven vorkommenden Plexus nur Durchflechtungen sind. — Bezüglich der als terminale Netze beschriebenen Bildungen wurde in

neuester Zeit vielfach festgestellt, dafs aus diesen Fibrillargeflechten wieder Fibrillen austreten, welche frei mit Endkölbchen enden. Es ist sehr wohl möglich, dafs sich alle Fibrillargeflechte so verhalten, und dafs es demnach gar keine Terminalplexus gibt. Vorerst aber müssen wir den Begriff noch festhalten und darunter die Endverästelungen einer Nervenfaser mit Bildung eines Fibrillarnetzes, an dem bis jetzt keine austretenden Fibrillen konstatiert werden konnten, verstehen. Terminalnetze sind beobachtet worden: im elektrischen Organ von Torpedo (Kölliker, Ballowitz), in der Wand der Blutgefäfse (Klein), in der quergestreiften Muskulatur (Kölliker, Golgi, Odenius, Sachs, Arndt, Rollet, Rauber, Tschirjew, Tschiview), in der Wand der Gallenblase (Popoff), im Stratum Malpighi der Epidermis (Jantschitz), im Epithel der Cornea (Waldeyer und E. Klein), im Peritonäum (de Gempt), in der äufseren Haut (Arnstein), in der Conjunctiva (J. Arnold) usw. Demgegenüber



Fig. 267. Sensible Nervenendigung aus dem Vorhofsendocardium des Hundes. (Nach Smirnow.)

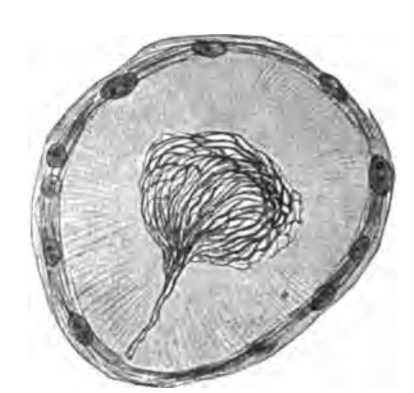


Fig. 268. Nervenendungen in einem Grandryschen Körperchen. (Nach Dogiel.)

gibt Ranvier (und Inzani) an, dafs sowohl in der Cornea (Izquierdo) als in der Epidermis die Nervenfasern mit feinen Knöpfchen enden, nachdem sie vorher zuerst ein subepitheliales und dann ein intraepitheliales Nervennetz gebildet haben. — Eine besondere Art der Terminalnetze bilden die sogen. Endschlingen (Ansae terminales).

Wohl in den allermeisten Fällen dürften diese Terminalnetze keine eigentlichen Netze darstellen, welche durch Anastomosen der Fibrillen hergestellt werden, sondern eher Plexus, die durch kreuzweisen Verlauf der Fibrillen zustande kommen. Mit den neueren Methoden (Golgi, Methylenblau usw.) ist denn auch an vielen Orten mit Sicherheit der freie Verlauf der Nervenfibrillen, ohne irgendwelche Verbindung mit kreuzenden Fasern, nachgewiesen worden. Im Epithel, besonders in der Epidermis, enden die Fibrillen interzellulär frei, manchmal mit einem scheinbaren Endknöpfchen. In etwas dickeren Schnitten und mit mittelstarken Vergröfserungen kann man ganz netzartig angeordnete Endungen zu Gesicht bekommen. Während man früher die Nervenfasern in den Geschmackszellen endigen liefs, haben die neueren Untersuchungen ergeben,

dafs die Fasern aus der subepithelialen Lage, wo sie Geflechte bilden, in das Epithel eintreten und dort als intergemmale und intragemmale Fäserchen interzellulär weiterziehen. Die ersteren verlaufen ungeteilt, während die letzteren sich teilen und Geflechte bilden. Beide Fibrillenarten besitzen Varikositäten. Auch in anderen Geweben sind diese Plexus gefunden worden, so in der Milz, der Niere, im Hoden und Ovarium (G. Retzius u. a.).

In neuester Zeit hat Dogiel nach der Methode von Ramon-y-Cajal die Nervenendungen in den Grandryschen und Herbstschen Körperchen untersucht und betont, dafs hier keine freie Nervenendigung vorkommt, sondern vollkommen geschlossene Endnetze vorhanden seien. (S. Fig. 268.) Daraus folgert Dogiel, dafs das Fehlen freier Endungen der Neurofibrillen in den Endapparaten auch für sämtliche Endungen der peripheren Nerven angenommen werden müsse, ja sogar Geltung habe für die Endigungen der motorischen Nervenfasern. Freie Endungen peripherer Nerven existieren nach diesem Forscher nicht.

b) Endung in oder mit Zellen. Die Nervenfasern enden entweder in Zellen, ohne sich mit der Zellsubstanz zu verbinden, so dafs ihre Enden frei in der ihnen als Hülle dienenden Zelle (Letzerich) liegen, oder sie enden mit Zellen, indem sie mit denselben vollständig verschmelzen, so dafs diese als Nervenendzellen erscheinen. Die Endzellen können verschiedener Natur sein. Die sensoriellen, sensitiven Nerven, d. h. die der höheren Sinnesorgane enden mit Zellen, indem sich die Nervenfasern kurz vor ihrer Endung in Fibrillen zerspalten, welche mit besonders geformten und gebauten Zellen enden, die sich untereinander oder mit anderen Zellen zu den Endorganen verbinden. Diese Nervenzellen entstammen Epithelien und werden deshalb als Neuroepithelien bezeichnet. — Die Fasern der Riechnerven enden mit hohen spindelförmigen Zellen (Riechzellen), die mit einem peripheren Fortsatz, der ein steifes Haar (Riechhaar, M. Schultze) darstellt, und mit einem Basalfortsatz, der nichts anderes als die Nervenfibrille ist, versehen sind. Die Hörnervenfasern enden in zylindrischen, mit einem Haarbesatz versehenen Zellen des Cortischen Organes. Die Sehnervenfasern finden ihr schliefsliches Ende in den Stäbchen und Zapfen der Retina (Fig. 269), nachdem sie einen komplizierten Verlauf durchgemacht haben. Ob die Tastnerven auch in Zellen enden, ist noch zweifelhaft (cf. Terminalkörperchen und äufsere Haut).

c) Unter den übrigen Endungen sensibler Nerven sind in erster Linie die Merkelschen Tastzellen (Merkel, Dietl u. a.) zu nennen. Es sind dies grofse blasenförmige Zellen mit blassem Kern, grofsem doppelt konturiertem Nucleolus und einer bindegewebigen Hülle, die als die Fortsetzung der Schwannschen Scheide anzusehen ist, während der Achsenzylinder in die Zellsubstanz eintritt. Oft liegen zwei Tastzellen zusammen in einer Hülle (Zwillingstastzelle). Diese Zellen liegen in den tiefsten Schichten des Epithels, z. B. im Schweinsrüssel, in der äufseren Wurzelscheide der Haare (Bonnet) oder dicht unter dem Epithel in der Schleimhaut, z. B. in der Lippe des Pferdes, selten noch tiefer. (S. Fig. 270.)

d) Die Terminalkörperchen (terminale Nervenkörperchen, Nervenendkörperchen usw.). Zu diesen Gebilden gehören: die Tastscheiben, die

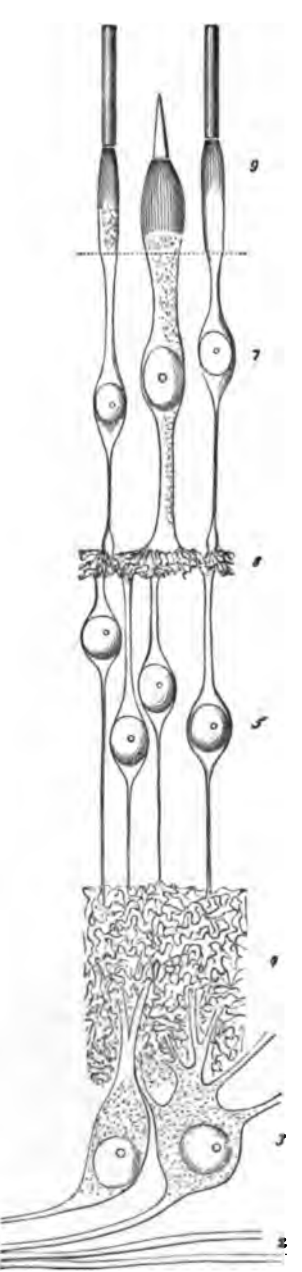


Fig. 269. Schematische Darstellung der Endigung der Sehnervenfasern.
(Nach M. Schultze.)
2 Nervenfasern. *3* Ganglienzelle. *4—7* Verschiedene Bildungen der Fasern. *9* Endigung in stäbchen- und zapfenförmigen Gebilden.

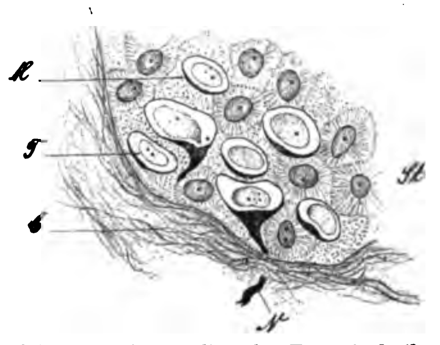


Fig. 270. Tastzellen der Rüsselscheibe des Schweines. (Bonnet.)
C Corium. *T* Tastzellen. *N* Nervenfaser. *M* Menisken der Tastzellen.

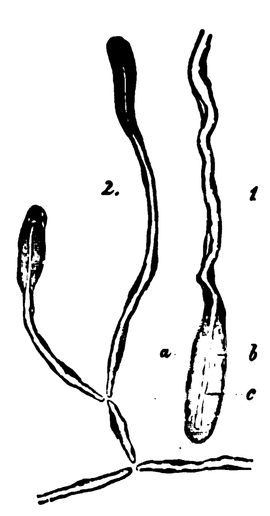


Fig. 271. Endkolben der Kalbsconjunctiva.

Meifsnerschen Tastkörperchen, die Vater-Pacinischen Körperchen, die Sachsschen, Rolletschen und Golgischen Sehnenkörperchen, die Krauseschen Endkolben, die Eimerschen Tastkegel, die Nervenringe der Mäuse, die Krauseschen Gelenk- und Genitalnervenkörperchen und Endkapseln, die Herbstschen und Grandryschen und Inzanischen und die Key-Retziusschen Körperchen, die Rauberschen Synovialkolben u. dgl. Bildungen. Der Bau dieser Gebilde ist verschieden, und es ist bis jetzt nicht gelungen, ein einheitliches Prinzip, nach dem sie konstruiert sind, zweifellos nachzuweisen, und deshalb haben auch die verdienstvollen Einteilungsversuche verschiedener Autoren (Krause, Merkel) wenig Anerkennung resp. Nachahmung gefunden. Unsere heutigen Kenntnisse reichen zu einer einheitlichen Schilderung und rationellen Einteilung dieser Körperchen nicht aus. Passend erscheint es, die Körperchen wenigstens in zwei Gruppen: a) die der Tastscheiben und Tastkörperchen und Grandryschen Körperchen, in denen die Nervenfasern wahrscheinlich mit modifizierten Zellen, und

b) die der Kolbenkörperchen (Endkolben, Bindegewebskörperchen), in denen die Fasern frei enden, zu unterscheiden.

1. Die Kolbenkörperchen sind dadurch charakterisiert, dafs die Nervenfasern in ein aus weicher, zelliger Masse bestehendes, von Bindegewebe umhülltes zylindrisch kolbiges Gebilde eintreten und darin spitz zulaufend, abgestutzt oder mit knopfförmiger Anschwellung enden. Dieses Gebilde wird als Innenkolben bezeichnet. In dasselbe tritt nur der Achsenzylinder mit der Mauthnerschen Scheide ein. Das Mark endet mit einem Schnürringe am Körperchen; die Henlesche und Schwannsche Scheide gehen in die bindegewebige Hülle des Innenkolbens über. Der Achsenzylinder endet entweder ungeteilt unter terminaler Anschwellung oder, was die Regel ist, nach gabeligen Teilungen frei mit Endknöpfchen oder spitz auslaufend. Manchmal durchläuft die Faser ein Körperchen und endet erst in einem zweiten ähnlichen Gebilde. Der Innenkolben aller hierhergehörigen Körperchen entwickelt sich offenbar aus Zellen, die als solche bestehen bleiben, oder deren Protoplasma unter event. Kernschwund verschmilzt (Izquierdo).

Die verschiedenen Arten der Körperchen sind voneinander durch die mehr oder weniger komplizierte Einrichtung der Hülle des Innenkolbens, durch die Stellung der Kerne des letzteren und durch den Verlauf der Faser in demselben charakterisiert. Im Prinzip sind sie aber alle gleich gebaut. Die einfachsten dieser Körperchen sind die Krauseschen Endkolben (Fig. 271). Diese wurden in der Conjunctiva von Rind, Schaf, Schwein, Pferd und vielen anderen Säugern gefunden (Krause, Longwoorth, Poncet, Ciaccio u. a.) und besitzen um den Innenkolben eine einfache ein- oder zweischichtige Blätterscheide, während die Hülle der Vater-Pacinischen Körperchen aus einer gröfseren Anzahl von konzentrisch gelagerten Blättern besteht. Die Terminalkörperchen besitzen eine kugelige, ovale oder ellipsoide Gestalt.

Am längsten bekannt und am kompliziertesten gebaut sind die mehr oder weniger kugeligen oder eiförmigen oder mehr zylindrischen Vater-Pacinischen Lamellenkörperchen. (S. Fig. 272 und 273.) Sie finden sich im subkutanen Gewebe, in Gelenken, am Sympathicus in der Bauchhöhle, im Mesenterium der Katze, am Penis, an der Clitoris, in der Klauenlederhaut der Wiederkäuer (Hohmann, Wyfsmann), an den Muskelscheiden vieler Säuger und Vögel (Rauber) usw. Man unterscheidet an jedem Körperchen: 1. den Innenkolben, 2. die dicke blätterige, konzentrisch geschichtete Scheide und 3. den eintretenden, als Stiel des Körperchens erscheinenden Nerven.

Der Innenkolben besteht aus einer weichen, protoplasmatischen, körnigen Masse, in welcher längliche und längsgerichtete Kerne, die vielleicht besonderen Zellen (Kolbenzellen) angehören, sichtbar sind. Die Kolbenmasse erscheint konzentrisch geschichtet, und zwar unterscheidet Schäfer eine äufsere, kernhaltige und eine innere, gestreifte Zone des Kolbens. Sie ist von einer Anzahl von Blättern umgeben. Jedes Blatt ist beiderseits mit Endothel belegt (Ranvier, Hoyer), und auch das innerste den Kolben direkt umschliefsende Blatt ist innen noch mit Endothel versehen. Die Blätter liegen konzentrisch geschichtet, wie die Zwiebelschalen einer Zwiebel und sind durch faserige Bildungen an einzelnen Stellen miteinander verbunden. Zwischen je zwei Blättern bleibt aber ein kleiner

mit Lymphe erfüllter Raum, der zwischen den dem Innenkolben naheliegenden Blättern viel unbedeutender ist als aufsen, so dafs man wohl von einem äufseren und inneren Lamellensystem gesprochen hat. Aus der Tatsache, dafs der Innenkolben eine längliche, fast zylindrische Gestalt besitzt, während das ganze Körperchen in seinem äufseren Umfang eiförmig, fast kugelig ist, ergibt sich die Lagerung der Blätter, nämlich, dafs die äufseren Blätter wie aufgebaucht erscheinen und weiter voneinander entfernt sind als die inneren. Die ganze Blätterscheide der Körperchen wird von der Lamellenscheide des Nerven gebildet, indem von dieser letzteren von aufsen nach innen eine Scheide nach der anderen den Nerven verläfst, sich erweitert und eine Körperchenscheide bildet. Natür-

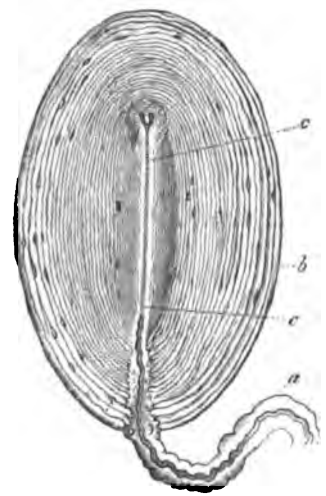


Fig. 272. Lamellen-(Vater-Pacinisches) Körperchen.

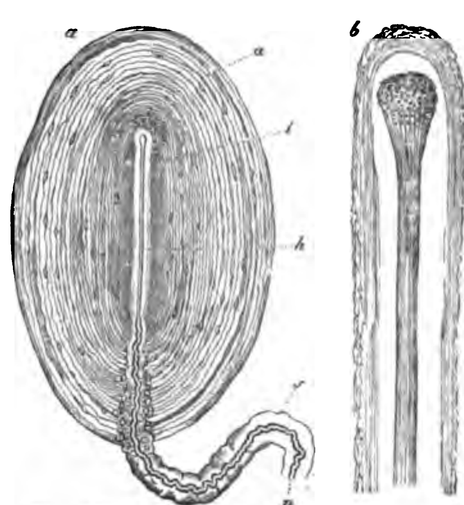


Fig. 273. *a* Lamellen-, *b* Grandrysches Körperchen.

lich wird dadurch die Nervenscheide immer dünner und dünner, bis sie schliefslich ganz verschwindet. Jedes Blatt der Hülle des Körperchens besteht aus einer äufseren, bindegewebigen Ring- und inneren Längsfaserschicht.

Die Nervenfaser tritt, nachdem sie ihre Scheiden verloren hat, marklos in den Innenkolben als Terminalfaser und teilt sich in der Regel in Äste; diese verlaufen geschlängelt und enden spitz zulaufend oder mit Knöpfchen. Im Mesenterium der Katze beobachtet man manchmal, dafs eine Nervenfaser sich zwei- bis dreimal nacheinander teilt und jeder Zweig dieser einen Faser ein besonderes Lamellenkörperchen bildet. Auch die Teilung der Faser innerhalb des Lamellenkörperchens in zwei oder mehrere Äste, die im gemeinschaftlichen Innenraum oder aber in getrennten Kammern eines und desselben Lamellenkörperchens knopfförmig enden, sind beobachtet worden (Henle und Kölliker).

Die Genitalnervenkörperchen wurden von Krause als 0,11—0,2 mm grofse Bohnen-, Kleeblatt-, Bisquit-, Herz- oder maulbeerförmige Körperchen mit bindegewebiger Hülle und einem weichen, feinkörnigen Innenkolben beschrieben. G. Retzius fand beim Kaninchen, dafs einfache, kugelige oder elliptische Gebilde aus Lamellen zusammengesetzt sind,

in die die Nervenfaser entweder am Pol oder von der Seite her eintritt und sich dort in verschiedener Weise aufzweigt. Die Zweige besitzen viele Knöpfchen und verlaufen meist stark geschlängelt, um mit einem Endknöpfchen zu endigen. Beim Menschen traf Dogiel an mit Methylenblau gefärbten Präparaten eine aufserordentlich starke Schlängelung und Überkreuzung der aus der Nervenfaser beim Eintritt in das Terminalkörperchen hervorgegangenen Ästchen an, so dafs es unmöglich ist, eine einigermafsen zutreffende Beschreibung davon zu geben. (S. Fig. 274 und 275.) Auch er sah die Ästchen mit vielen Knötchen versehen.

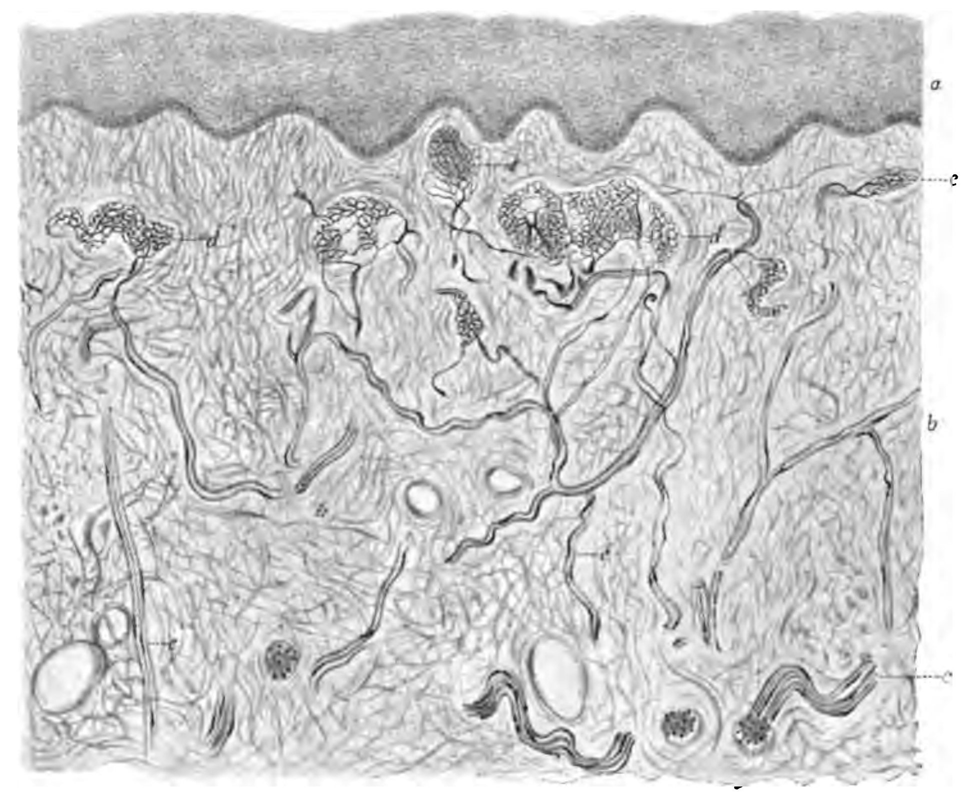


Fig. 274. Querschnitt der Haut der Glans penis des Menschen. (Nach Dogiel.) *a* Epithel. *b* Cutis. *c* Nerven. *d* Genitalnervenkörperchen. *e* Endkolben.

2. Die zweite Art der Terminalkörperchen (Tastscheibenkörperchen) besteht aus einer Anzahl von Zellen, die von einer Hülle umgeben sein können und in (z. B. in den Grandryschen Körperchen, Merkel und in den Endkolben der Conjunctiva d. M., Waldeyer) oder zwischen denen der Nerv, der in der Regel in mehrere Endäste geteilt ist, endet. Gewöhnlich enden die Nervenfasern in diesen Körperchen in Form von platten Scheiben, sogen. Tastscheiben. Das einfachste Tastscheibenkörperchen besteht nach Ranvier aus zwei nebeneinanderliegenden Zellen und der zwischen ihnen liegenden Tastscheibe und einer fibrösen, innen mit Endothel belegten Kapsel. Die markhaltige, an ein solches Körperchen herantretende Faser verliert mit einem Schnürringe

ihr Mark; der Achsenzylinder und die Schwannsche Scheide tritt zwischen die beiden Zellen, plattet sich ab und bildet eine fibrilläre Scheibe zwischen denselben. Diese besteht aus einer homogenen, dunkleren Aufsen- und einer helleren, protoplasmatischen Innenschicht (Izquierdo). Sind mehr als zwei Zellen vorhanden, dann kommen auf drei Zellen zwei, auf vier Zellen drei Scheiben usw. Manchmal lagern sich mehrere solcher durch eine Kapsel begrenzte Körperchen in eine Hauptkapsel zusammen.

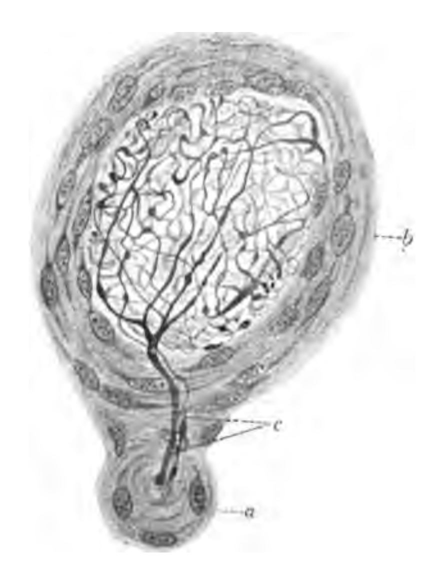


Fig. 275. Genitalnervenkörperchen aus der Glans penis des Menschen. (Nach Dogiel.)
a Hülle der Nerven. *b* Hülle des Körperchens. *c* Achsenzylinder.

Die Tastkörperchen (Nervenglomeruli, Endkapseln, Wollustkörperchen usw.). Es sind dies ellipsoide Körperchen, die transversal gestreift erscheinen, einen körnigen Inhalt und längliche Querkerne (s. Fig. 276 und 277) erkennen lassen. Sie finden sich ganz besonders in Hautpapillen, an den Lippen und am Gaumen des Pferdes, dem Schweinsrüssel, den äufseren Genitalien usw. Die Ansichten über ihren Bau sind noch geteilt.

Nach Ranvier stellt das einfachste Tastkörperchen ein Bukett von Nervenfasern dar, hergestellt durch Verzweigung einer markhaltigen, sich unter rechtem Winkel zu dem Zwecke umbiegenden Faser. Der Regel nach liegen mehrere solcher Buketts übereinander und die zu den oberen Körperchen gehenden Nervenfasern winden sich dann um die unteren herum (Fig. 276). Eigentliche Hüllen fehlen. — W. Wolf beschreibt diese Gebilde als ovale Körperchen mit amorphem, zähflüssigem Inhalte, ohne Fasern und mit einer quergefalteten Hülle.

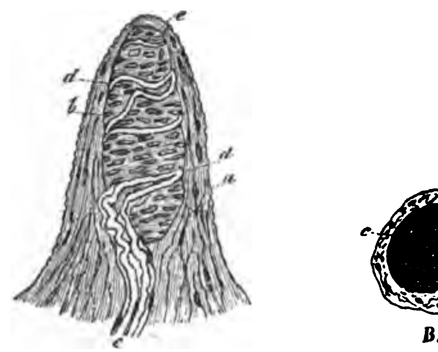


Fig. 276. *A* Meifsnersches Tastkörperchen. *a* Hautpapille. *c* Nervenfasern. *d* Achsenzylinder. *e* Hülle des Innenkolbens. *B* Querschnitt desselben.



Fig. 277. Hautpapillen mit Gefäfsschlingen und Tastkörperchen.

Merkel nimmt an, dafs die Tastkörperchen nichts anderes seien als mehrere übereinanderliegende Tastzellen. Bonnet, der ebenfalls Endungen in Nervenzellen konstatierte, bestreitet diese Merkelsche Anschauung.

III. Die motorischen Nerven enden im allgemeinen derart, dafs sie in die kontraktilen Elemente eindringen.

a) Glatte Muskulatur (cf. die betr. Organe). In den Muskelhäuten konstatiert man zunächst einen sogen. Grundplexus mit Ganglienzellen, die vereinzelt oder in Haufen liegen. Aus diesem Plexus entspringen die marklosen Fasern, die ein Netz bilden, welches Kerne in den Knotenpunkten trägt (intermuskuläres Netz); aus diesem entwickelt sich das intramuskuläre Geflecht, Endplatte (Krause, Löwitz, Gscheidlen, Schleiden), zwischen den Muskelfasern, dessen Terminalfädchen in die Muskelzellen eintreten (Frankenhäuser, Ellenberger, Arndt, Arnold, Elischer). Man bemerkt an den Muskelfasern an der Eintrittsstelle der Nervenfasern einen kleinen Fleck (motorischer Fleck). Wie die Endigung stattfindet, ist noch unbekannt. Frankenhäuser läfst den Terminalfaden am, Lustig in der Nähe des Nucleolus enden; Elischer spricht von einer Endung mit Endknöpfchen, und Arnold sah die Fädchen die Zellen nur durchlaufen. Ich habe das Eintreten der Nervenfäden in die Uterusmuskelzellen deutlich gesehen, konnte aber die Art und Weise der Endung daselbst nicht eruieren.

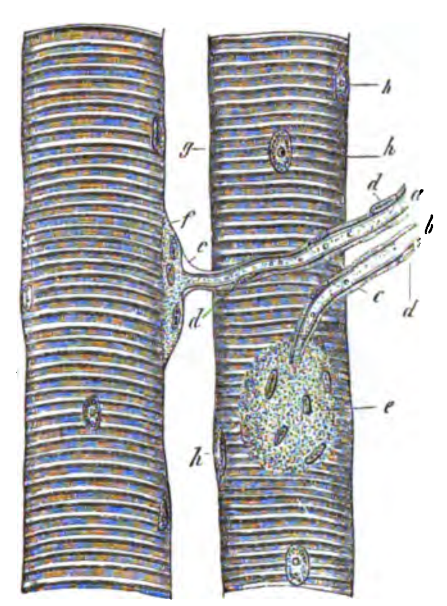


Fig. 278. Muskelprimitivbündel mit Nervenendigungen. (Nach Frey.)
a b Endverzweigungen der Nerven (Primitivfasern). *c* Neurilemma. *d* Nervenmark. *e f* Motorische Endplatte. *g h* Muskelkerne.

b) Herzmuskulatur (cf. Zirkulationsapparat). Es ist konstatiert, dafs die schliefslich marklosen Terminalfäden der Nerven, die aus Netzen mit Ganglienzellen hervorgehen, in die Herzmuskelzellen eindringen.

c) Skelettmuskulatur (cf. Bewegungsapparat). Nach Ranvier mufs man mindestens drei Arten der Nervenendung in den Muskeln unterscheiden, nämlich die Doyèreschen Hügel der Artikulaten (s. Fig. 278), die Terminalbüschel (Kühne) der Batrachier und die motorische Endplatte, Plaques terminales Rouget), Nervenflügel, motorisches Geweih (Kühne) der Säuger, Vögel, Fische und Reptilien. Aus den intramuskulären Nervennetzen der Muskulatur entspringen die einzeln verlaufenden, markhaltigen Fasern. Von diesen tritt in der Regel an jede Muskelfaser je eine, selten zwei oder mehr Nervenfasern heran, durchbohrt das Sarkolemm, indem sie das Mark verliert und tritt mit dem sich auffasernden, dicker und breiter werdenden Achsenzylinder in die kontraktile Substanz ein. Der Achsenzylinder verästelt sich in mannigfacher Weise, wobei seine Äste eine geweihartige Figur darstellen, welche in dem Innervationsfeld die

Muskelfaser bedeckt. (S. Fig. 279.) Je nachdem die Äste mehr schmale, gerade verlaufende Fasern oder dann breitere, platte, bogenförmige Bildungen sind, unterscheidet Kühne Stangen- und Plattengeweihe. Die Grundform der ersteren stellt ein H dar und findet sich hauptsächlich bei Amphibien, der letzteren einen kurzen Doppelhaken (s. Fig. 280), der bei Reptilien, Vögeln und Säugern häufiger vorkommt. Das Neurilemm vereinigt sich mit dem Sarkolemm durch Kitt (Kittfuge, Kittleiste [Kühne]).

Bei den Doyerschen Hügeln endigen die Nervenfasern in aus körniger Substanz bestehenden Erhebungen der Muskelfasern, welche an ihrer Basis mit Kernen versehen sind. Dabei verschmilzt das Neurilemm mit dem Sarkolemm, während sich der Achsenzylinder in die Fibrillen auflöst, die in die körnige Masse eintreten. Jede Muskelfaser hat mehrere

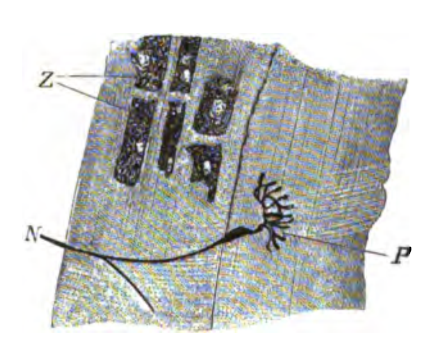


Fig. 279. Motorische Nervenendigungen an der Muskelfaser eines Igels.
N Nervenfaser. *P* Endplatte. *Z* Zellen.



Fig. 280. Motorische Endplatte aus dem Muskel einer Ratte, vergoldet. (Nach Kühne.)

solcher Endapparate für je eine Nervenfaser. Bei der Büschelbildung tritt an jede Muskelfaser eine mit Henlescher und Schwannscher Scheide versehene Nervenfaser, teilt sich an derselben, läuft an der Oberfläche der Muskelfaser entlang (epilemmale Verbreitung) und bildet ein Büschel, dessen blasse, marklose Fasern in die Muskelfaser eintreten hypolemmale Büschel) und verschiedene Figuren bildet (Nervenendgeweihe, Kühne). Bei den Säugetieren, Vögeln usw. findet sich an der Stelle des Eintritts der Nervenfaser in die Muskelfaser eine feinkörnige, Kerne enthaltene Protoplasmamasse, in welche die Fibrillen des Achsenzylinders eintreten. Diese protoplasmatische Zone liegt in gleicher Ebene mit den Endverzweigungen an den anastomosierenden, ein zartes Fibrillennetz, d. h. die motorische Endplatte bildenden Fibrillen und nicht als Sohle unter derselben (also nicht zwischen der Endverzweigung des Achsenzylinders und der kontraktilen Substanz, sondern zwischen und an den Terminalfäserchen). In der granulierten Masse finden sich Kerne verschiedener Art und Form. Die Endplatte besteht also aus der Verästelung des Achsenzylinders (Axialbaum) und dem körnigen Stroma. Ob von der Nervenendplatte noch zarte Fibrillen in die Substanz gehen und dort in der isotropen Substanz enden (Föttinger, Gerlach),

oder ob sie mit Knöpfen an der Sohle der Platte, die eine talartige Vertiefung (Nervental) in der Muskelsubstanz hervorruft, abschliefsen (Krause) und dergl. Fragen sind noch nicht gelöst. Das Nähere hierüber siehe unter „Bewegungsapparate“.

An den Sehnen sind Terminalplatten (Marchi, Golgi, Sachs u. a.), welche spindelförmige, abgeplattete, mit Bindegewebsscheide versehene Körper darstellen und den Terminalkörperchen zuzurechnen sind, beobachtet worden (Hund, Schwein, Rind, Mensch, Kaninchen). Der eintretende Achsenzylinder teilt und verbreitet sich. (S. Fig. 281.)

Endplatten eigener Art finden sich auch in den elektrischen Organen gewisser Fischgattungen.

Neuronentheorie.

Von R. Wagner wurde zuerst die Beobachtung gemacht, dafs aus vielen Ganglienzellen nur ein einziger Fortsatz, der Achsenzylinderfortsatz, direkt in den Nerven hineinzieht, während die übrigen Fortsätze, Protoplasmafortsätze, sich in der Umgebung der Zelle aufzweigen. Das nähere Verhalten und die Bedeutung des aus den Ästchen der Protoplasmafortsätze gebildeten Fasergewirrs blieb dunkel, bis Gerlach angab, dafs aus den Protoplasmafortsätzen ein Netz entstände, aus dem ebenfalls Nervenfasern hervorgingen.

Durch die vorzüglichen Arbeiten von His über die Neuroblasten und ihre Entstehung aus dem embryonalen Mark wurde nachgewiesen, dafs die Neuroblasten sich in die Länge strecken, wobei ihr Protoplasma nach der einen Seite hin zu einem anfangs kurzen, dann länger werdenden Fortsatz, dem Achsenzylinderfortsatz, ausgezogen wird, der dann aus dem Mark hinaus- und in sein Endorgan hineinwächst.

Zur Zeit des Auswachsens dieser Fortsätze aus dem Rückenmark ordnen sich aufserhalb des Markes in der Richtung der Nervenfasern Zellen reihenweise oder kettenartig um den Achsenzylinderfortsatz an, über deren Bedeutung die Ansichten noch

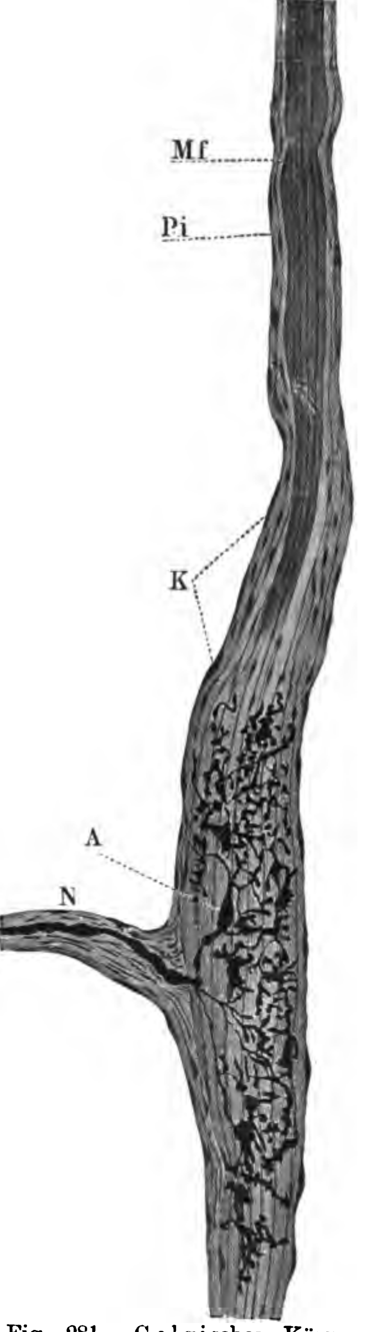


Fig. 281. Golgisches Körperchen aus der Sehne eines Augenmuskels vom Schwein (Nach Ciaccio.) *A* Achsenzylinderausbreitung. *K* Kerne der Endothelhülle. *Mf* Muskelfaser. *N* Nerv. *Pi* Perimysium internum.

jetzt geteilt sind. His u. a. teilten ihnen die Aufgabe der Bildung von Nervenfaserhüllen zu (Schwannsche Zellen), während Balfour, Beard, Dohrn, Schultze u. a. die Meinung vertreten, daſs diese auſserhalb des Markes befindlichen, kettenartig angeordneten Zellen an der Bildung des Achsenzylinderfortsatzes Anteil nehmen. Nach der ersteren Ansicht, „Zellenausläuferhypothese", würde also der Achsenzylinder von einer einzigen Zelle gebildet, nach der letzteren, „Zellenkettenhypothese", besteht er aus einer Reihe von Einzelstücken, entsprechend der Zahl der Kettenzellen. Ranvier betrachtet die Nervenfasern als zusammengesetzt aus den Ranvierschen Segmenten.

Bethe schlieſst sich in neuester Zeit den Vertretern der Zellenkettenhypothese an, indem er erwähnt, daſs die erste Anlage von Nerven beim Hühnchen nicht faseriger, sondern zelliger Natur sei, und daſs in dem körnigen Protoplasma der Kettenzellen Zylinder entstehen, die in das Rückenmark hineinwachsen und dann erst dort mit den Neuroblasten in Verbindung treten.

Über das Einwachsen der Achsenzylinderfortsätze in das Endorgan bestehen ebenfalls Kontroversen. Gegenüber der Theorie von His, daſs der Fortsatz aus dem Mark in den Muskel auswächst, sprach sich Hensen für eine von Anfang an bestehende Verbindung durch „Interzellularbrücken" aus, „weil noch niemand das frei auswachsende Ende eines Nerven gesehen hat, so wachsen die Nerven niemals ihrem Ende zu, sondern sind stets mit demselben verbunden". Später gelang es Ramon y Cajal und Lenhossék, dieses freie Ende als cône de croissance, Wachstumskeule, aufzufinden.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Lehre der Elemente des Nervensystems brachte die Golgi-Methode. Durch sie lassen sich die Fortsätze bis in ihre allerfeinsten Verzweigungen verfolgen, indem letztere schwarz imprägniert sind und sich dadurch von dem übrigen nicht gefärbten Gewebe scharf abheben. Es zeigte sich nun, daſs die Ausläufer einer Zelle mit den Ausläufern anderer Zellen wohl dichte, netzartige Geflechte bilden können, jedoch sich mit demselben nicht direkt verbinden. Diese Befunde führten zu der allgemein angenommenen Theorie, daſs jede Zelle mit ihren Ausläufern ein Ganzes bildet und dieses Ganze nur durch Kontakt mit den benachbarten Zellen zusammenhänge.

Die Theorie der Einheit der Nervenzelle mit ihren Fortsätzen in genetischer, trophischer, morphologischer, physiologischer und pathologischer Beziehung erhielt mächtige Stützen durch die Beobachtungen, daſs nach Durchschneidung eines Nerven das von der Zelle abgetrennte Teilstück der Nervenfaser degeneriert, während dasjenige Teilstück, welches noch mit der Zelle in Verbindung blieb, keine Degeneration erlitt und überdies die Regeneration der ganzen Faser von ihm ausging. Die andere Beobachtung machte man bei Erkrankungen der Nervenzellen, wobei die Erkrankung sofort auf ihre zugehörigen Fortsätze übergriff, ohne zunächst andere Fortsätze in Mitleidenschaft zu ziehen.

Diese Nerveneinheit wurde von Waldeyer als Neuron bezeichnet. Jedes Neuron setzt sich demnach zusammen aus drei Stücken: der Nervenzelle, der Nervenfaser und dem Faserbäumchen (Endbäumchen, Neurodendron). Der physiologische Leitungsvorgang kann sowohl in der Richtung von der Zelle zum Faserbäumchen als umgekehrt verlaufen. Die

motorischen Leitungen verlaufen nur in der Richtung von der Zelle zum Faserbäumchen (zentrifugal), die sensiblen bald in der einen, bald in der anderen Richtung (zentripetal oder zentrifugal).

Die Nervenbahnen setzen sich im allgemeinen aus mehreren Neuronen zusammen, wobei die Nervenzellen des einen Neuron von Fortsätzen des nächstfolgenden geflechtartig umgeben werden. Man spricht dann von Bahnen erster, zweiter, dritter usw. Ordnung; jede derselben besteht aus Nervenzelle, Nervenfaser und Endbäumchen.

In neuerer Zeit wird die Neuronentheorie von Nifsl, Bethe u. a. bekämpft.

Bethe erwähnt, dafs das Nervensystem bei einigen Wirbellosen, wie Hertwig und Eimer gefunden haben, in Form eines in sich geschlossenen Nervennetzes vorhanden sei. Mit besonderer Rücksicht auf die Wirbeltiere ist im ferneren den Ausführungen Bethes in aller Kürze etwa folgendes zu entnehmen: Bei der Behandlung der Nerven nach Golgi sieht man stark und schwach gefärbte Präparate. Während nun Ramon y Cajal, Kölliker, Lenhossék u. a. die stark gefärbten, bei denen das Fasergewirr so grofs ist, dafs man wohl scheinbare Anastomosen sehen kann, für das wirkliche Verhalten der Endbäumchen als ungeeignet erklären, glaubt Bethe, dafs gerade diese Präparate die geeigneten seien, wogegen die schwach gefärbten, in denen die Fäserchen spitz oder mit einem Knöpfchen endigen, unvollständig imprägniert wurden. Sichere Befunde erhält man zuweilen mit Eisenhämatoxylin und mit der Betheschen Molybdänmethode. Man beobachtet dann, dafs die Protoplasmafortsätze, soweit sie protoplasmatisch sind, mit einer Spitze blind enden und niemals mit einem Knöpfchen. Dagegen befindet sich an dieser Stelle nicht das Ende der leitenden Elemente, der Neurofibrillen. Vielmehr bilden die Neurofibrillen bei Wirbellosen nach Apathy ein kontinuierliches Ganzes, indem die aus einem bestimmten Bezirk der Körperperipherie hervorgegangenen Fibrillen sich vereinigen, durch eine subepitheliale Sinneszelle (bibolare Zelle) hindurchziehen, wobei sie ein perinukleäres Netz bilden und zentralwärts in das Neuropilem, ein aus feinsten Nervenzweigchen bestehendes Fasergeflecht, eintreten. Von dort aus gehen sie in eine motorische (unipolare) Zelle, in der sie sich zuerst zu einem peripheren, hernach zu einem zentralen Netz auflösen, aus welch letzterem eine motorische Fibrille entspringt, die im Muskel ihr Ende findet. Im grofsen und ganzen verhalten sich nun die Fibrillen bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen. An den Ranvierschen Einschnürungen gehen sie allein von einem Segment in das andere über, alles übrige der Nervenfaser ist nach Bethe unterbrochen. Ebenso durchziehen sie auch die Ganglienzellen, ohne dort zu endigen. Die Verbindung der Neurofibrillen physiologisch zusammengehörender Teilstrecken (Neuronen) findet im perizellulären (Golgi) Netz statt. Ein dem Neuropilem analoges Organ würde bei Wirbeltieren die Substantia grisea darstellen (Nifsl).

Bezüglich der Nervengeneration fand Bethe, gestützt auf experimentelle Untersuchungen am Hund, dafs, wie Philipeaux und Vulpian angeben, bei durchschnittenen (auch motorischen) Nerven des jungen Tieres der peripherische Teil eine autogene Regeneration zeigte und bei mechanischer oder elektrischer Reizung die zugehörigen Muskeln reagierten. Wurde nun dieser autoregenerierte Nerv zum zweiten Male, distal vom ersten Schnitte, durchtrennt, dann degenerierte nur das peripher vom Schnitt befindliche Stück, während das zentral gelegene Ende, welches gänzlich isoliert war, nicht degenerierte, sondern sich gleich verhielt wie derjenige Teil des Nerven, welcher beim ersten Schnitt mit den Zentralorganen in Zusammenhang blieb. Auch bei alten Hunden soll eine autogene Regeneration vorkommen, jedoch nicht mehr zu vollkommen ausgebildeten Fasern führen.

Sehr interessant ist nun der sogen. Bethesche Fundamentalversuch. Einem Taschenkrebs wird das graue Zentrum der sensiblen und motorischen Nerven der zweiten Antenne der rechten Seite vom übrigen Zentralorgane abgelöst. Nun findet sich in diesem Grau keine einzige Ganglienzelle, dieselben liegen bei Wirbellosen in Paketen vereinigt aufserhalb der grauen Substanz. Diese zweite Antenne, deren motorische und sensible Nervenfasern nur mit der zugehörigen, grauen Substanz, die vollständig isoliert ist vom übrigen Nervensystem und auch mit keiner einzigen Ganglienzelle mehr in Verbindung steht, bietet die ersten zwei Tage genau die gleichen Reflexe wie vor der Operation. Nach zwei Tagen wurden jedoch die Reflexe schwächer und hörten dann ganz auf, was wahrscheinlich auf eine Störung in der Ernährung der Nervenfasern zurückzuführen ist.

Aus diesen Auseinandersetzungen Nifsls, Bethes u. a. geht hervor, dafs die Neurofibrillen die leitende Substanz darstellen, dafs die Fibrillen ein kontinuierliches Ganze bilden, das nicht durch einen Zellbezirk begrenzt wird, dafs die Fibrillen vorübergehende Reize leiten können, ohne in Verbindung mit Ganglienzellen zu sein, und dafs die Achsenzylinder nicht aus den Neuroblasten heraus-, sondern von aufsen in sie hineinwachsen sollen.

In allerneuester Zeit ist man diesen Fragen durch Experimente näher getreten. Harrison konnte bei Rana esculenta die Schwannschen Zellen entfernen und beobachtete dabei, dafs sich trotz des Fehlens dieser Zellen motorische Nerven entwickelten, welche allerdings aus völlig nackten Achsenzylindern bestanden. Braus transplantierte an Bombinatorlarven Extremitäten und fand, dafs Gliedmafsenanlagen bei Transplantationen autogen Nerven entwickeln können, aber nur in dem Fall, wenn das betreffende Blastem vor Sichtbarwerden von Nervenfasern die normale topographische Beziehung zu seiner gewöhnlichen Nachbarschaft besitzt, d. h. dafs ein „Etwas“ vom Zentralnervensystem aus in ganz frühen Stadien auf das Endorgan einwirken mufs, um die Nervenbildung zu ermöglichen, ansonst sie ausbleibt.

Literatur*) (chronologisch geordnet). Leeuwenhoeck, Opera. t. II. — Bichat, Anatomie générale. — Bogros, Mémoire sur la structure des nerfs. Répertoire d'anatomie et de physiologie 1827. t. IV. — R. Remack, Vorläufige Mitteilung mikrosk. Beobachtungen über d. inneren Bau d. Cerebrospinalnerven u. über d. Entwicklung ihrer Formalelemente. Müllers Arch. 1836. — Valentin, Über den Verlauf u. die letzten Enden der Nerven. Nova Acta phys.-med. Ac. Caes. Leop. Karol. Breslau und Bonn 1836. — Remack, Weitere mikrosk. Beobachtungen über die Primitivfasern des Nervensystems der Wirbeltiere. Frorieps Notizen 1837. — Derselbe, Neurologische Notizen. Frorieps Notizen 1837. — Dersebe, Observationes anatomicae et mikroskopicae de system. nervosi structura. Berlin 1838. — Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839. — Valentin, Über die Scheiden der Ganglienkugeln und deren Fortsetzungen. Müllers Archiv 1839. — Doyère, Mémoire sur les tardigrades. Annales des sciences naturelles. 1840. — Henle, Allgemeine Anatomie. 1843. — Henle u. Kölliker, Über die Pacinischen Körperchen an den Nerven des Menschen und der Säugetiere. 1844. — Remack, Neurologische Erläuterungen. Müllers Archiv 1844. — Kölliker, Die Selbständigkeit und Abhängigkeit des sympathischen Nervensystems. Akademisches Programm. Zürich 1844. — Wagner, Sympathischer Nerv, Ganglienstruktur und Nervenendigungen. Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 1846. — Derselbe, Neue Untersuchungen über den Bau und die Endigung der Nerven und die Struktur der Ganglien. Leipzig 1847. — Robin, Sur la structure des ganglions nerveux des vertébrés 1847. — Wagner, Neurologische Untersuchungen. Nachricht. der Georg-August-Universität u. d. Kgl. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen. 1850. — Derselbe, Neue Versuche über das Verhältnis der Innervation zur Muskeliritabilität, mit besonderer Rücksicht auf Herzbewegung. Nachricht v. d. Georg-August-Universität u. d. Kgl. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen. 1850. — Reichert, Über das Verhalten der Nervenfasern bei dem Verlauf, der Verteilung u. Endigung in einem Hautmuskel des Frosches Müllers Archiv. 1851. — R. Wagner, Handwörterbuch der Physiologie. 1851. — Remack, Über multipolare Ganglienzellen. Bericht üb. d. Verhandl. d. k. preufs Akademie. Berlin 1854. — Cruveilhier, Anatomie descriptive. — Robin, Mémoire sur le périnèvre, espèce nouvelle d'élément anatomique qui entre dans la composition du tissu des nerfs. Comptes rendus de la société de Biologie. 1854. — W. Krause, Über die Nervenendigungen. Zeitschrift für rationelle Medizin. Bd. V. 1858. — Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1859. —

*) Die Literaturangaben beziehen sich hauptsächlich auf die Arbeiten über Nervenzellen, Nervenfasern und Nervenendigungen der Säugetiere; die Verhältnisse bei den übrigen Wirbeltieren sind weniger ausführlich behandelt, nur anhangsweise wurden jene der Wirbellosen mit in Betracht gezogen.



Philipeaux et Vulpian, Note sur des expériences démontrant que des nerfs séparés des centres nerveux peuvent, après être altérés complètement, se régénérer tout en demeurant isolés des centres, et recouvrir leurs propriétés physiologiques. Comptes rendus. 1859. — Krause, Die terminalen Körperchen der einfachen sensiblen Nerven. 1860. — Frommann, Zur Silberfärbung der Achsencylinder. Virchows Archiv. 1861. — Mauthner, Beiträge zur Kenntnis der morphologischen Elemente des Nervensystems. Akad. der Wissenschaften. Wien 1862. — Kühne, Über die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven. Leipzig 1862. — Margo, Über die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz. 1862. — Rouget, Note sur la terminaison des nerfs moteurs dans les muscles chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Comptes rendus de l'Académie des sciences, 28 septembre 1862. — Remack, Über die Wiedererzeugung von Nervenfasern. Virchows Arch. 1862. — Engelmann, Untersuchungen über den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser. Leipzig 1863. — Philipeaux et Vulpian, Recherches expérimentales sur la réunion bout à bout de nerfs de fonctions différentes. Journal de Physiol. de l'homme et des animaux. Paris 1863. — Krause, Über die Endigung der Muskelnerven. Arch. für rationelle Medizin. 1863. — Kühne, Über die Endigung der Nerven in den Muskeln, Virchows Archiv. 1863. — Rouget, Mémoire sur la terminaison des nerfs moteurs. Journal de la Physiologie. — Cohnheim, Über die Endigung der Muskelnerven. Zentralblatt 1863. Nr. 55. — Kühne, Über die Endigung der Nerven in den Nervenhügeln der Muskeln. Virchows Archivs. 1864. — Hensen, Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchows Archiv. 1864. — Frommann, Über die Färbung der Binde- und Nervensubstanz des Rückenmarks durch Argentum nitricum und über die Struktur der Nervenzellen. Virchows Arch. 1864. — Derselbe, Zur Silberfärbung der Achsenzylinder. Virchows Arch. 1864. — Cohnheim, Über die Endigung der Muskelnerven. Virchows Archiv. 1865. — Hoyer, Ein Beitrag zur Histologie bindegewebiger Gebilde. Arch. f. Anat. und Physiol. 1865, p. 204. — Roudanowski, Observations sur la structure des tissus nerveux d'après une nouvelle méthode. Journal de l'anatomie et de la Physiologie. 1865. t. II. — Klebs, Die Nerven der organischen Muskelfasern. Virchows Arch. 1865. — O. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere. Braunschweig 1865. — Arnold, Über die feineren histolog. Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathikus des Frosches. Virchows Archiv. 1865. — Tomsa, Über den peripherischen Verlauf und Endigung des Achsenzylinders in der Haut der Glans penis. Sitzungsberichte der k. k. Akademie der Wissenschaft. Bd. 51. 1865. — W. Krause, Über die Nervenendigung in der Clitoris. Göttinger Nachrichten. 1866. — Derselbe, Über die Nervenendigungen in den Geschlechtsorganen. Zeitschrift für ration. Medizin. Bd. XXXIII. 1866. — Finger, Über die Endigungen der Wollustnerven. Zeitschrift für ration. Medizin. Bd. XXVIII. 1866. — Besser, Zur Histogenese der nervösen Elementarteile in den Zentralorganen des neugeborenen Menschen. Virchows Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie. Bd. XXXVI. 1866. — J. Arnold. Ein Beitrag zur feineren Struktur der Ganglienzellen. Virchows Archiv. Bd. 41. 1867. — Pouchet, Note sur la vascularité des faisceaux primitifs des nerfs periphériques. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1867. — Trinchese, Mémoire sur la terminaison périphérique des nerfs moteurs dans la série animale. Journal de l'anatomie et de la physiologie 1867. — M. Schultze, Observationes de structura cellularum fibrarumque nervorum. Bonner Universitätsprogramm. 1868. — Krause, Über die Endigungen der Drüsennerven. 1869. — Derselbe, Die Nervenendigung in den glatten Muskeln. Archiv für Anat. u Physiologie. 1870. — J. Gerlach, Von dem Rückenmark. Strickers Handbuch der Gewebelehre. 1871. — M. Schultze, Über die Strukturelemente des Nervensystems. Strickers Handbuch der Gewebelehre. I. Bd. 1871. — Kühne, Nerv- u. Muskelfaser. Strickers Handbuch der Gewebelehre. I. Bd. 1871. — Sigm. Mayer, Das sympathische Nervensystem. Strickers Handbuch der Gewebelehre. II. Band. 1872. — Jodaro, Sulla struttura dei plessi nervosi. Roma 1872. — Ranvier, Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs. Archives de physiologie. 1870—1872. — Derselbe, Des étranglements annulaires et des segments interannulaires chez les raies et les torpilles. Comptes rendus des sciences. 1872. — Axel Key u. Retzius, Studien in der Anatomie der Nervensystems. Archiv für mikroskopische Anatom. 1873. — J. Gerlach, Das Verhältnis der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbeltiere. Sitzungsberichte der phys.-med Sozietät zu Erlangen. 1873. — Bugnion, Recherches sur les Organes sensitifs qui se trouvent dans l'epiderme du protée et de l'axolotl. Inaug. Diss. Lausanne 1873. — Gerlach, Das Verhältnis der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbeltiere. Leipzig 1874. — Eichhorst, Über Nervendegeneration und Nervenregeneration. Virchows Archiv. 1874. — Schmidt, On the construction of the dark or double-bordered nerve-fibre. Monthly microscop. Journal. 1874. — Toel, Die Ranvierschen Schnürringe markhaltiger Nervenfasern u. ihr Verhältnis zu den Neurilemmkernen. Inaug. Diss. Zürich. 1875. —

Rouget, Développement des nerfs dans les larves des batraciens. Archives de physiologie. 1875. — Löwit, Die Nerven der glatten Muskulatur. Akademie der Wissenschaften von Wien. 1875. — Ewald, Über die Endigung der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskeln. Arch. für die gesamte Physiol (Pflüger). 1878. — Fischer, Über die Endigungen der Nerven im quergestreiften Muskel der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. 1876. — J. Gerlach, Über das Verhältnis der nervösen und kontraktilen Substanz des quergestreiften Muskels. Arch. f. Anat. 1876. — Lantermann, Über den feineren Bau der peripherischen, markhaltigen Nervenfaser. Archiv für mikroskop. Anatomie. 1876. — Kuhnt, Die peripherische. markhaltige Nervenfaser. Archiv für mikroskop. Anat. 1876. — Engelmann, Über Degeneration von Nervenfaser. Pflügers Arch. 1876. — L. Gerlach, Über die Nervenendigungen in der Muskulatur des Froschherzens. Virchows Archiv. 1876. — G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems usw. Stockholm 1876. — Axel Key u. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Bd. II. Stockholm 1876. — Exner, Fortgesetzte Studien über die Endigungsweise des Geruchnervens. 1877. — Rawitz, Die Ranvierschen Einschnürungen und Lautermannschen Einkerbungen. Archiv für Anat. u. Physiologie. 1877. — E. Fischer, Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den willkürlichen Muskeln der Wirbeltiere. Inaug. Diss. München 1877. — H. Schultze, Achsenzylinder und Ganglienzelle. Mikrosk. Studien über die Struktur der Nervenfaser und Nervenzellen bei Wirbeltieren. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1878. — Ranvier, Leçon sur l'histologie du système nerveux. Paris 1878. — Kraus, Über den feineren Bau der Meifsnerschen Tastkörperchen. 1878. — Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878 — G. Schwalbe, Über das Gesetz des Muskelnerveneintritts. Jena 1879. — H. Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVI. 1879. — Izquierdo, Beitrag zur Kenntnis der Endigungen der sensiblen Nerven. Strafsburg 1879. — Merkel, Über die Endigung der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere Rostok 1880. — Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Stockholm 1880. — Engelmann, Über die Diskontinuität des Achsenzylinders und den fibrillären Bau der Nervenfasern. Pflügers Archiv. 1880. — G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881. — Lustig, Über die Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. 1881. — Mayer, Über Vorgänge der Degeneration und Regeneration im unverletzten, peripheren Nervensystem. Zeitschrift für Heilkunde. 1881. — Ramon y Cajal, E structura de la médula espinal de los patracios Prabajos del labor de Histolog. de la Facultad de Medicina. Barcelona 1882. — Ranvier, Traité technique d'histologie. Paris 1882. — Flemming, Vom Bau der Spinalganglienzellen. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festgabe für Henle. Bonn 1882. — Schwalbe, Über die Kaliberverhältnisse der Nervenfasern. 1882. — W. Wolff, Über Nervenendigungen im quergestreiften Muskel. — Kühne, Über motorische Nervenendigung. 1882. — Ranvier, Sur les ganglions cérébro-spinaux. Comptes rendus. 1882. — Rauber, Über die Endigung sensibler Nerven in Muskel und Sehne. 1882. — Bühler, Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Verhandl. d. physik.-medizin. Gesellschaft zu Würzburg. 1882. — Dogiel, Die Retina der Ganoiden. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. XXII. 1883. — Derselbe, Zur Frage über den Bau der Retina bei Triton cristatus. Ibidem. Bd. XXII. 1833. — Derselbe, Zur Frage über den Bau der Retina bei Triton cristatus. Ibidem. Bd. XXVI. 1884. — Derselbe, Über die Retina des Menschen. Internation. Monatsschrift. Bd. I. 1884. — Golgi, La cellula nervosa motrice. Atti del IV. Congresso freniatrico italiano tenute in Voghera. Settembre 1883. — Flesch, Zur Kenntnis der Nervenendigung in den quergestreiften Muskeln des Menschen. 1885. — Aronson, Beiträge zur Kenntnis der zentralen und peripherischen Nervenendigungen. Inaug. Dissert. Berlin 1886. — Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv für mikrosk. Anat. 1886. — Kotlarewsky, Physiologische und mikrochemische Beiträge zur Kenntnis der Nervenzellen in den peripheren Ganglien. Inaug. Diss. Bern 1887. — F. Nansen, The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergen 1887 — A. von Kölliker, Die Untersuchungen von Golgi über den feineren Bau des zentralen Nervensystems. Anat. Anzeiger. Nr 15. 1887. — R. Fusari, Untersuch. über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier. Internat. Monatsschrift für Anatomie u. Physiologie. Bd. IV. 1887. — Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887. — His, Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung. Arch. für Anat. 1887. — A. Gitiss, Beiträge zur vergleichenden Histologie der peripheren Ganglien. Inaug. Diss. Bern 1887. — F. Nansen, Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Zentralnervensystem. Anat. Anzeiger. Nr. 6. 1888. — Daae, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen beim Säugetier. Archiv f. mikrosk. Anat. 1888. — Dogiel, Über das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugetiere Anat. Anz.

Nr. 4 u. 5. 1888. — Derselbe, Über die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. Anat. Anz. Nr. 11 u. 12. 1888. — Ramon y Cajal, Morfologia y conexiones de los elementos de la retina las aves. Revista trimestral de Histologia normal y pathologica. 1888. Nr. 1. — Derselbe, Sobre las fibras nerviosas de la capa inolecular del cerebelo. Rev. trimest. de Hist. norm. y pathol. 1888. Nr. 2. — Magini, Neuroglia e cellule nervose cerebrali nei feti. Atti del XII. Congresso medico. Pavia 1888. — Beard, Morphological studies. II. The development of the peripheral nervous system of vertebrates. Quart. Journ. of mikrosk. sciences. 1889. — Monti, Una nuova reazione degli elementi del sistema nervosa. Rendiconte della R. Accademia dei Lincei. 1889. — W. His, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. 1889. — Ramon y Cajal, Nuevas aplicaciones del método de coloratión de Golgi. Barcelona 1889. — Derselbe, Conexion general de los elementos nerviosos. La medicina pratica. 1889. — Lenhossék, Untersuchungen über die Entwicklung der Markscheiden. Archiv f. mikrosk. Anat. 1889. — Biedermann, Über den Ursprung und Endigungsweise in den Ganglien wirbelloser Tiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1891. — Erik Müller, Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Nord. med. Archiv. 1891. — Riese, Die feinsten Nervenfasern und ihre Endigungen im Ovarium der Säugetiere und des Menschen. Anatomischer Anzeiger. 1891. — Büngner, Über die Degenerations- und Regenerationsvorgänge am Nerven nach Verletzungen. Zieglers Beiträge z. path. Anat. 1891. — Bürger, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems bei Wirbellosen. Neue Untersuchungen über das Nervensystem der Nemertinen. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel. 1891. — Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Nr. 17: Nervenfaser und Ganglienzelle. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel. 1891. — Retzius, Zur Kenntnis der motorischen Nervenendigungen. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. 1892. — Ramon y Cajal, Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet et sur l'évolution des éléments cérébelleux. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiol. Bd. VI. 1889 u. Bd. VII. 1890. — Derselbe, Réponse à M. Golgi à propos des fibrilles collatérales de la moëlle epinière et de la structure générale de la substance grise. Anat. Anzeiger. 1890. — Derselbe, Origen y terminación de las fibras nerviosas olfactorias. Gacet sanit. munic. di Barcelona. 1890. — Derselbe, Sobre la existencia de celulas nerviosas especiales en la primara capa de las circunvoluciones cerebrales. gacet. med. Catalana. Barcelona 1890. — Derselbe, Notas anatomicas I. Sobre la aparation de las expansiones celulares en la médula embrionaria; II. Sobre las terminaciones nerviosas del lorazón de los Batrációs y Reptiles. Geceta sanitaria munic. de Barcelona. Nr. 12. 1890. — Derselbe, Pequenas comunicaciones anatómicas. I. Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosas raquidianos. II. Sobre la existenica de colaterales y de bifurcaciones en las fibras de la sustancia blanca de la corteza gris del cerebro. Gazeta medica Catalana. Barcelona 1890. — Derselbe, Sobre ciertos elementos bipolares del cerebelo joven y edolucion de las fibras cerebelosas. Gacet. sanit. munic. de Barcelona. – Golgi, Anat. Anzeiger. Nr. 13, 14 u. 15. 1890. — A. von Kölliker, Zur feineren Anatomie des zentralen Nervensystems. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 49—51. 1890. — C. Martinotti, Beitrag zum Studium der Gehirnrinde und des Zentralursprungs der Nerven. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. VIII. 1890. — Retzius, Über die Endigungsweise der Nerven in den Genitalnervenkörperchen des Kaninchens. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. VII. 1890. — Derselbe, Über die Ganglienzellen der Cerebrospinalganglien und über subkutane Ganglienzellen. Biolog. Untersuch. Neue Folge I. Stockholm 1890. — His, Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Arch. für Anat. und Physiol. Supplementband. 1890. — A. von Kölliker, „Eröffnungsrede". Verhandlung der anatomischen Gesellschaft auf der Versammlung in München. 1891. — Smirnow, Materialien zur Histologie des peripherischen Nervensystems der Batrachier. Inaug. Dissert. Kasan 1891. — Ladowsky, Vom Aufbau des Rückenmarks. Histologisches über die Neuroglia und die Nervensubstanz. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVIII. 1891. — Dogiel, Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Erste Mitteilung. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XXXVIII. 1891. — L. Salo, Zur feineren Anatomie des grofsen Seepferdefufses. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 52. H. 1. 1891. – Waldeyer, Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Zentralnervensystems. Leipzig 1891. — Ramon y Cajal, Pequenas contribuciones al concinuento del sistema nervioso. Trabajos del Laboratorio Histologico de la Facultad de Medicina de Barcelona. 1891.— Derselbe, Significacion fisiologica de las expansiones protoplasmaticas y nerviosas de las celulas de la sustancia gris. Revista de Ciencias de Medicas de Barcelona. 1891. — Derselbe, Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de la mamiferos. Gacet. Sanitas. Barcelona 1891. -- R. Arndt, Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. III. — G. Retzius, Über den Bau der Oberflächenschicht der Grofshirnrinde beim Menschen und bei den Säugetieren. Biologiska foer-

einingens förhandlingar. Bd. III. Nr. 4—6. Stockholm 1891. — Derselbe, Biologische Untersuchungen. Neue Folge II. Stockholm 91. — Derselbe, Biologische Untersuchungen. Neue Folge III. Stockholm 1892. — Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Fortschritte der Medizin. Nr. 16 u. 17. 1892. — Dogiel, Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Zweite Mitteilung Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XL. 1892. — Retzius, Zur Kenntnis der Nerven der Milz und der Niere. Über den Typus der sympathischen Ganglienzellen der höheren Tiere. Biolog. Untersuch. Neue Folge. Stockholm 1892. — Derselbe, Über die Nerven der Ovarien und Hoden. Biolog. Untersuch. — Bunge, Die Nervenendigungen der Froschhaut. 1892. — Edinger, Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. 1892. — H. Strasser, Alte und neue Probleme der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1892. — Dogiel, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Achsen-(Nerven-)zylinderfortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen (Dendriten). Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XLI. 1893, pag. 62. — Derselbe, Die Nervenendigungen in der Haut der äufseren Genitalorgane des Menschen. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XLI. 1893. — Bizzozero, Berichtigung in Sachen der Kernteilung in den Nervenfasern nach Durchschneidung. — Kolster, Zur Kenntnis der Regeneration durchschnittener Nerven Eine experimentelle Studie. Archiv für mikroskopische Anatomie. 41. Bd. 1893. — Golgi, Untersuchungen über den feineren Bau des zentralen und peripherischen Nervensystems. Aus dem italienischen übersetzt von Teuscher. Jena 1894. — Mann, Die fibrilläre Struktur der Nervenzellen. Verhandlung der anat. Gesellsch. in Kiel. Anat. Anzeiger. 1898. — Nifsl, Über die sogenannten Granula der Nervenzellen. Neurol. Zentralblatt. 1894. — Smirnow, Über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anzeiger. 1894. — Berkley, On complex Nerve terminations and Ganglion Cells in the musculatur Tissue of the Heart Ventricle. Anat. Anzeiger. 1894. — Flemming, Über den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugetieren und Bemerkungen über den zentralen Zellen. Archiv für mikrosk. Anatomie. 1895. — Smirnow, Über die sensiblen Nervenendigungen im Herzen bei Amphibien und Säugetieren. Anat. Anzeiger. 1895. — Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Fortschritte der Medizin. II. Aufl. 1895. — Arnstein, C., Zur Morphologie der sekretorischen Nervenendapparate. Anat. Anzeiger. Bd X. 1895. — Dogiel, Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei Säugetieren Anat. Anzeiger. Bd. X. 1895. Arnstein, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. — Apathy, Über das leitende Element des Nervensystems und seine Lagebeziehung zu den Zellen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Comptes rendus des séances du troisième Congrès international de zoologie. Leyde 1895. — Bethe, Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Arch f. mikrosk. Anat. Bd. 44. 1895. — Held, Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Arch. f. Anat. Erste Abhandlung. 1895. — Sedgwick, On the inadequacy of the cellular theorie of development, and on the early development of nerves etc. Quart. Journ. of microsc. Sciences. 1895. — Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1896. — Meyer, Über eine Verbindungsweise der Neuronen. Arch. f. mikrosk. Anat. 1896. — Scymonowicz, Über den Bau und Entwicklung der Nervenendiguugen im Entenschnabel. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 1896. — Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mitteilung. Mitteilungen d. zool. Station zu Neapel. 1897. — Bethe, Über die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und andern Wirbeltieren. Morphol. Arb. 1897. — van Gehuchten, L'anatomie fine de la cellule nerveuse. XII. Congrès international de Médecine à. Moscou 1897. — Held, Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Arch. f. Anat. 1897. — Nusbaum u. Schreiber, Beiträge zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems bei den Crustaceen. Biolog. Zentralblatt. 1897. — Bethe, Die anat. Elemente des Nervensystems und ihre physiolog. Bedeutung. Biolog. Zentralbl. 1898. — Bühler, Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Verhandlung der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 1898. — Dogiel, Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefäfsen der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 52. 1898. — Donaggio, Contributo alla conescenza dell' intima struttura della cellula nervosa dei Vertrebrati. Rivista sperimental di freniatria. 1898. — Goldscheider u. Flatau, Normale und pathologische Anatomie der Nervenzellen. Berlin 1898. — Golgi, Sulla struttura delle cellule nervose dei gangli spinali. Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia. 1898. — Derselbe, Intorno alla struttura delle cellule nervose. Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia. 1898. — Lugaro, Sulla struttura delle cellule dei Gangli spinali nel cane. Rivista di Patologia nervosa e mentale. 1898. — Donaggio, Nuove osservazioni sulla struttura della cellula nervosa. Rivista sperimentale di Freniatria. 1899. — van Gehuchten, Conduction cellulipète on axipète des prolongements protoplasmatiques. Bibliographie anatomique. 1899. — Golgi, Di nuovo sulla struttura delle cellule

nervose dei gangli spinali. Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia. 1899. — Götz, Über die feinere Struktur des Nervensystems von Astacus fluviatilis. Ertesitö, Sitzber. d. med.-naturwiss. Sektion d. Siebenbürgischen Museumvereins, Abt. II, Revue. Bd. XXI. 1899. — Lenhossék, Kritisches Referat über die Arbeit A. Bethes: Die anatomischen Elemente des Nervensystems und ihre physiologische Bedeutung. Neurolog. Zentralbl. 1899. — Marinesco, Recherches sur la biologie de la cellule nerveuse Arch. für Physiol 1899. — Derselbe, Etudes sur l'évolution et l'involution de la cellule nerveuse Revue neurologique. 1899. — Mönckeberg u. Bethe, Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen. Arch. f. mikrosk. Anat. 1899. — Bethe, Über die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbeltieren und ihre Beziehungen zu den Golginetzen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 55. 1900. — Gurwitsch, Die Histogenese der Schwannschen Scheide. Arch f. Anat. 1900. — Holmgren, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anatomische Hefte. Bd. 15. 1900. — Derselbe, Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anzeiger. Bd. 18. 1900. — Lomakina, Über Verlauf und Bedeutung der Herznerven. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 39. 1900. — Raffaell, Per la genesi dei nervi da catene cellulari. Anat. Anzeiger. Bd. 18. 1900. — Studnicka, Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. Sitzber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. in Prag. 1900. — Maschke, Über die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen bei Vertebraten und Evertebraten. Diss. 1900. — Retzius, Weiteres zur Frage von den freien Nervenendigungen und andern Strukturverhältnissen in den Spinalganglien. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. Stockholm 1900. — Bethe, Über die Regeneration peripherischer Nerven. Arch. f. Psychiatrie. Bd. 34. Heft 3. 1901. — Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Nr. 20: Die Schwannschen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Mitteil. d. zoolog. Stat. zu Neapel. Bd. 15. Heft 1 u. 2. 1901. — Harrison, Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo salar. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 57. 1901. — Holmgren, Nervenzellen Anat. Hefte. Heft 59. 1901. — Kronthal, Von der Nervenzelle und der Zelle im allgemeinen. Jena 1902. — S. Meyer, Eine Eisenimprägnation der Neurofibrillen. Anat. Anzeiger. Bd. 20. 1902. — E Krüger, Die Bedeutung des Glossopharyngeus für die Innervation des Kauaktes. Inaug. Diss. Bern 1902. — Smidt, Die intraepithelialen freien Nervenendigungen bei Helix und ihre Beziehungen zu Sinneszellen und Drüsen. Anat. Anzeiger. Bd. XX. 1902. — Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. — Nifsl, Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena 1903. — Musterle, Anat. d. umwallten Zungenpapillen der Katze u. des Hundes. Diss. Bern. 1903. — Nährich, Die Gefühlsbezirke und die motorischen Punkte des Hundes. Diss. 1903. — Perroncito, Sulle terminazioni nervosi nei muscoli a fibre striate. Gaz. Med. Ital. 1903. — Rethi, Untersuchungen über die Innervation der Gaumendrüsen. Wien 1903. — Derselbe, Die sekretorischen Nerven des weichen Gaumens. — Tricomi-Allegra, Terminaisons nerveuses dans la Glande mammaire. Archiv. ital. de Biolog. t. XLI. — Pewsner-Neufels, Über die Saftkanälchen in den Ganglienzellen des Rückenmarks und ihre Beziehungen zum perizellulären Saftlückensystem. 1903. — J. Fischer, Vergleichend-anatomische und histolog. Untersuchungen über den Nerv. sympathicus einiger Tiere, insbesondere der Katze und der Ziege. Diss. 1904. — Dogiel, Über die Nervenendigungen in den Grandryschen u. Herbstschen Körperchen im Zusammenhange mit der Frage der Neuronentheorie. Anat. Anzeiger. Bd. XXV. 1904. — Kölliker. Über die Entwicklung der Nervenfaser. Anat. Anzeiger. Bd. XXV. 1904. — Kolmer, Über Kristalle in Ganglienzellen. Anat. Anzeiger. Bd. XXV. 1904. — Tricomi-Allegra, Le terminazioni nervose del fégato. Anat. Anzeiger. Bd. XXV. 1904. — Braus, Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anzeiger. Bd. XXVI. 1905 — Fischer, J., Über den Bau der Nerven des sympath. Nervensystems. Anat. Anzeiger. Bd. XXVI. 1905. — Kolmer, Über das Verhalten der Neurofibrillen an der Peripherie. Anat. Anzeiger. Bd. XXVI. 1905. — Thanhoffer, Über den Ursprung des Achsenzylinderfortsatzes der zentralen Nervenzellen. Anat. Anzeiger. Bd. XXVI. 1905. - Cabibbe, Histologische Untersuchungen über die Nervenendigungen in den Sehnen und im Perimysium der Ratte und des Meerschweinchens. Monatsschrift für Psychiatrie. Bd. XV. — Cavaliè, Note sur le développement de la partie terminale des nerfs moteurs et des terminaisons nerveuses motrices dans les muscles striés chez le poulet. Compt. rend. de la soc. de Biol. Nr. 6. — Ganfini, Les terminaisons nerveuses dans les glandes sexuelles. Arch. italien. de Biol. t. XL.

IX.

Das Geschmacks- und das Geruchsorgan.

Von

Dr. J. Csokor,
k. u. k. Professor in Wien.

1. Das Geschmacksorgan.

Das Geschmacksorgan gehört den gemischten Sinnesorganen an und enthält als solches zwei verschiedene Nervenbahnen. Beide Nervenbahnen, der reine Geschmacksnerv und der Tastnerv, entspringen aus demselben zentralen Teile des Nervensystems, im verlängerten Marke, und zwar in jener Furche, welche sich am Grunde der Rautengrube zwischen den Oliven und strickförmigen Körpern hinzieht. Der zentrale Teil des Geschmacksorganes liegt in der Ursprungsstelle des Zungenschlundkopfnerven (Nervus Glossopharyngeus) und der reale Ursprung scheint in der Nähe des Vaguskernes zu liegen. — Dem leitenden Teile des Geschmacksorganes stehen, entsprechend der zweifachen Verrichtung, zwei Gehirnnerven vor; der eine als spezifischer Geschmacksnerv hat in den Fasern und in den Bahnen des Zungenschlundkopfnerven seinen Vertreter, während die Tastempfindung durch die Bahnen des Ramus lingualis Nervi trigemini (Zungenast des dreigeteilten Nerven) ihren Vermittler findet.

Der Zungenschlundkopfnerv bildet in seinem Verlaufe mehrere Ganglien (Ganglion jugulare, Ganglion petrosum) und spaltet sich in drei Äste, von welchen der erste als Zungenast (Ramus lingualis) zum Zungengrund hinzieht, um hier direkt in die Schleimhaut, besonders aber in die daselbst vorkommenden umwallten und keulenförmigen Papillen sowie in das je nach der Tiergattung eben vorhandene Mayersche Organ einzutreten und dort zu endigen. — Der Zungenast des dreigeteilten Nerven dringt in die Zunge ein, gibt vorher Zweige an die Schleimhaut des Gaumens ab und spaltet sich in seinem weiteren Verlaufe in einen oberflächlichen und einen tiefen Ast; der hauptsächliche Verlauf beider Endzweige ist gegen die Zungenspitze und gegen den Zungenrand gerichtet, welche dort in der Schleimhaut und in den Gebilden auf derselben ihr Ende erreichen.

Verhältnismäfsig spät treffen wir in der aufsteigenden Linie des Tierreiches Andeutungen von Geschmacksorganen. Aus dem Stamme der Arthropoden sind die sog. „Geschmackskugeln“ der Insekten anzuführen, kleine Gruben in der Rachenhöhle und Gaumen, welche an ihrer Basis ein kugelförmiges Gebilde, zumeist ein rudimentäres Chitinhaar aufweisen. Deutlicher werden diese rudimentären Geschmacksorgane bei den Crustaceen, während die Xiphosurea im Basalstück der um die Mundöffnung angeordneten Füfschen gefächerte Organe besitzen, die unzweifelhaft als die Vermittler des Geschmacks zu deuten sind. Erst im Stamme der Wirbeltiere treffen wir deutliche Geschmacksorgane. So finden sich sowohl in der Haut als auch in der Schleimhaut der Fische unzweifelhafte, dem Geschmackssinn entsprechende Nervenendapparate vor; davon lassen sich zwei Arten unterscheiden: die einen als sog. Nervenhügel sind Endapparate, welche in der sog. Seitenlinie der allgemeinen Decke ihren Sitz haben; es sind dies dicht angehäufte Geschmacksknospen mit drüsenförmigen Ausmündungen: sie scheinen einen uns unbekannten, den sog. sechsten Sinn der Fische zu vermitteln. Die zweiten Nervenendapparate, die eigentlichen Geschmacksknospen oder Nervenendknospen liegen zum Teile in der Epidermis um die Maulhöhle herum und zum Teile im Epithel der Schleimhaut des Gaumens; sie entsprechen ihrem Bau nach vollkommen den Schmeckbechern der Wirbeltiere und sind demnach die echten Vermittler des Geschmackes.

Das eigentliche Geschmacksorgan der Säugetiere hat seinen Sitz in der Schleimhaut der Maul- und Rachenhöhle, im Ausstrahlungsgebiete des Zungenschlundkopfnerven und im Zungenaste des dreigeteilten Nerven. Das anatomische Organ dieses Ausstrahlungsbezirkes ist die Schleimhaut der Maul- und Rachenhöhle, insbesondere aber die Schleimhaut der Zunge, und da wieder jene des Zungenrückens. Obwohl heutzutage die Annahme begründet erscheint, dafs die Schleimhaut des harten und weichen Gaumens sowie das ganze rückwärtige Gebiet bis zum Kehldeckel als peripheres Geschmacksorgan seine Berechtigung hat, da die genannten Geschmacksnerven nach vielfacher Teilung auch in diese Gebiete eintreten, so finden sich doch in der Schleimhaut der Zunge, insbesondere am Zungengrunde eigentümlich gestaltete, zellige Endapparate, deren Vorhandensein uns bestimmt, dieses Organ als den hauptsächlichsten Vermittler der Geschmacksempfindung anzusehen. Die in der Zungenschleimhaut angebrachten zelligen Endapparate (Geschmacksknospen) befinden sich wieder nur gruppenweise angeordnet in bestimmten Erhabenheiten und gefalteten Organen der Zunge selbst untergebracht, während das übrige Gebiet freie Nervenendigungen aufweist.

Die Oberfläche der Zungenschleimhaut der Haustiere, deren Bau bei den Verdauungsorganen eingehender besprochen wird, ist mit verschiedenartigen Erhabenheiten und Vertiefungen, selbst mit Furchenbildungen versehen, welche sich wieder verschiedenartig anordnen und in gewissen Abschnitten der Zungenoberfläche anhäufen. Die wichtigsten dieser papillenartigen Gebilde sind:

1. Die fadenförmigen Papillen, auch die kleinen oder die faden- und haarförmigen Wärzchen (Papillae filiformes) genannt. Sie sind manchmal mit Krausschen Endkolben oder Meifsnerschen Körpern, inter-

papillären Epithelzapfen Merkel, versehen und besitzen keine Geschmacksknospen, oft nur eine freie Nervenendung. Sie werden bei der Histologie der Zunge besprochen.

2. Die mittleren, keulen- oder schwammförmigen Wärzchen (Papillae clavatae s. fungiformes), besonders am vorderen Zungenrand verteilt, lagern in regelmäfsigen Abständen und gehen sowohl in die nach Krause als Papillae lenticulares bezeichneten, als auch in die Papillae conicae, s. filiformes, über. Das Epithel derselben erhebt sich mitunter zu Pinseln und Stacheln.

3. Die bei unseren Haustieren durch ihre regelmäfsige Form gekennzeichneten grofsen oder umwallten — mit einem Walle umgebenen Wärzchen (Papillae circumvallatae) und

4. die seitliche Zungendrüse (Brühl), das Mayersche Organ (Papilla foliata s. fimbriae linguae).

Die erwähnten Erhabenheiten des Zungenrückens sind nicht im typischen Bilde vorhanden und bieten bei derselben Tiergattung oft mannigfache Übergänge dar, wie dies insbesondere bei den fadenförmigen Wärzchen der Fall ist, auch finden sich diese Papillen in ihren Formen und in gleicher Zahl nicht bei allen Haustieren vor, so fehlt dem Rinde, der Ziege und dem Schafe das Mayersche Organ, während die Katze ein rudimentäres, die übrigen Haustiere ein vollkommen ausgebildetes besitzen. Nebstdem finden vielfache Übergänge statt von den fadenförmigen Wärzchen einerseits in die keulenförmigen Papillen, anderseits in Hornzähne (Katze); ebenso gibt es Übergänge von den keulenförmigen zu den umwallten Wärzchen.

Histologie des Mayerschen Organes. Das Mayersche Organ, Papilla foliata (fimbriae linguae), wurde in bezug auf den feineren Bau von Wyfs, Archiv für mikroskopische Anatomie, 1870, S. 237 genauer gewürdigt.

Dieser Forscher lenkte zuerst die Aufmerksamkeit der Histologen auf die seitlich der Zunge, am hinteren Zungenrande bei den Kaninchen vorkommenden Apparate hin, indem derselbe nachwies, dafs in diesem Organe die Endapparate des Geschmackssinnes ihren Sitz haben. Seitdem sind diese Apparate als Mayersches Organ der Kaninchen zum eingehenden Studium der Forscher geworden, und alles, was gegenwärtig über das Mayersche Organ in den Lehrbüchern enthalten ist, bezieht sich auf jenes der Kaninchen.

Allgemeines. Das Mayersche Organ läfst an seiner Oberfläche schon mit freiem Auge, viel besser jedoch mit der Lupe feine, parallel verlaufende Leistchen erkennen, welche durch seichte Vertiefungen getrennt werden. Die Leistchen werden als Geschmacksleisten, die Vertiefungen als Geschmacksfurchen bezeichnet. An einem mikroskopischen Querschnitte präsentieren sich die Geschmacksleisten als kleine regelmäfsige Erhabenheiten von bindegewebiger Struktur, welche sich gegen die Oberfläche in drei sekundäre Leistchen spalten, die am besten mit dem Namen Geschmacksblättchen bezeichnet werden. Die aus fibrillärem, kernreichem Bindegewebe bestehende Geschmacksleiste enthält einen zentralen spaltförmigen Raum; derselbe ist mit einem einschichtigen Plattenepithel ausgekleidet und erweist sich (O. Drasch) als Lymphraum, entspricht demnach dem Lymphsinus der Geschmacksleiste resp. des Mayerschen Organes. Nebstdem enthält die Bindegewebsgrundlage der Leiste zahlreiche Blutgefäfse, welche schlingenförmige Kapillaren gegen den freien Rand der Leiste resp. der Geschmacksblättchen abgeben, um sich dann in den am Grunde der Leisten gelegenen grofsen Venenstämmen zu sammeln.

Die Geschmacksleisten und die Geschmacksblättchen besitzen einen ziemlich dicken, mehrfach geschichteten Epithelialüberzug. Dem



Bindegewebe der Leiste anliegend sind kubische Zellen vorhanden, welche sich nach oben immer mehr abplatten, um mit einer aus Plattenzellen gebildeten Epithelialmembran abzuschliefsen. Die der Geschmacksfurche zugewendete Fläche der Geschmacksleiste zeigt einen etwas voluminöseren Zellenbelag als der freie Rand der Leiste selbst und enthält eigentümliche, knospenähnliche Zellengebilde (Geschmacksknospen, Geschmacksbecher), welche heutzutage als terminale Geschmacksorgane aufgefafst werden. Die Geschmacksbecher sitzen in dem Epithel der Geschmacksleiste, und zwar in jener der Geschmacksfurche zugekehrten Fläche, dicht gedrängt, mit der Längenachse in der Weise gelagert, dafs dieselbe gegen die Geschmacksfurche gerichtet erscheint.

Spezielles. 1. Kaninchen. Bei diesem Tiere besteht das Mayersche Organ aus 4—5 Geschmacksleisten, deren Längsrichtung zu jener der Zunge senkrecht verläuft. Jede Geschmacksleiste spaltet sich, wie das vorhin erwähnt wurde, in drei Geschmacksblättchen, und die der Geschmacksfurche zugewendeten Flächen der Leisten enthalten in ihrem Epithel 3—4 übereinandergelagerte Reihen von Geschmacksknospen, welche nur bis zur Mitte der Höhe der Geschmacksleiste reichen und ziemlich dicht gelagert erscheinen.



Fig. 282. Querschnitt durch das Mayersche Organ des Pferdes. (Original.)

2. Das Pferd. Das Mayersche Organ des Pferdes (Fig. 282 und 283) stellt eine ziemlich grofse, ovale, hervorragende Platte dar; an der Oberfläche sind die Geschmacksleisten und die sie trennenden Geschmacksfurchen deutlich vorhanden; die Zahl derselben ist verschieden, auch stehen sie keineswegs einander parallel, sondern zwischen je zwei Leisten beginnt plötzlich in der Mitte eine dritte, so dafs auf einem Querschnitte oft 2—5 Leisten sichtbar werden, welche in bezug auf ihre Gröfse und Form sich verschieden verhalten.

Am Querschnitte des Mayerschen Organes erscheinen die Geschmacksleisten als mächtige, mit breiter Basis aufsitzende, bindegewebige Hervorragungen; ihr freier Rand ist mit ungemein langen, spitzen, gegen die Geschmacksfurche gruppenweise geordneten (zusammengesetzten) Wärzchen bedeckt. Das Gewebe der Leiste stellt ein lockeres, fibrilläres und vielfach verfilztes Bindegewebe dar; mehrere, oft bis 6 spaltförmige Räume (Lymphsinus) von unregelmäfsiger Form und ungleicher Gröfse liegen nebeneinander und sind demnach durch Bindegewebswände (Septen) geschieden. In vielen Fällen hat es den Anschein, als ob diese Lymphräume kommunizieren würden. Das Bindegewebe, die Grundlage der Leiste, ist durchaus fibrillärer Natur, mit zahlreichen Kernen versehen und von vielen elastischen Fasern durchsetzt. Gegen jeden Lymphsinus zu wird das Gefüge der Bindegewebsfibrillen viel dichter und stellt schliefslich eine derbe Begrenzung der Spalträume dar. Die Wandung eines jeden Lymphsinus ist von einem einschichtigen Plattenepithel überzogen und im Raume selbst befinden sich zahlreiche Lymphzellen.

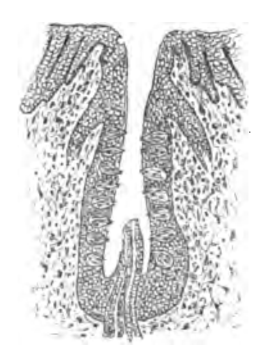


Fig. 283. Geschmacksfurche aus dem Mayerschen Organ des Pferdes. (Original.)

An der Grenze zwischen dem freien und seitlichen Rande der Geschmacks-

leiste, sowie am Grunde der Geschmacksfurche treten die weiten Ausführungsgänge mächtiger, tubuloazinöser Schleimdrüsen hervor, welche sowohl im Gewebe der Leiste als auch im Bindegewebe am Grunde der Geschmacksfurche und der eigentlichen Schleimhaut in mächtigen Lagen vorkommen.

Der freie Rand der Geschmacksleiste ist von einer dicken Epithelialschicht bedeckt; den gröfsten Durchmesser erreicht sie in der Mitte der Leiste und wölbt dieselbe in Form einer Kuppe hervor. Der ganze freie Rand ist mit langen Papillen bedeckt, welche in die mächtige Epitheliallage hineinragen. Die mittleren Papillen verlaufen vollkommen senkrecht durch die ganze Dicke des Epithels; die seitlichen Papillen dagegen tendieren mit ihren Spitzen gegen die Mitte zu. Während in der Mitte des freien Randes der Geschmacksleiste dornartig gestaltete, einfache Papillen vorkommen, schliefsen jederseits zusammengesetzte Papillen den freien Rand der Leiste ab; dieselben entspringen mit einer gemeinsamen breiten Basis, welche sich zuckerhutförmig nach oben verjüngt, und nun strahlen aus derselben 5—6 sekundäre Papillen plötzlich hervor. Das Bindegewebe sämtlicher Papillen ist sehr kernreich, und es schliefsen die zarten Fibrillen kleine, mit einer Epithelialschicht ausgekleidete Spalträume (sekundäre Sinus), als Fortsetzung der schon erwähnten Lymphräume im Gewebe der Leiste, ein. Am schönsten präsentieren sich die sekundären Lymphräume in den zusammengesetzten, seitlich des freien Leistenraumes aufsitzenden Papillen.

Das Epithel des freien Leistenrandes ist ein geschichtetes Pflasterepithel, in den Papillen und in den Furchen zwischen demselben besteht es aus kubischen, mit grofsen Kernen versehenen Zellen. In der mittleren Schicht der Epitheliallage finden sich gröfsere, unregelmäfsig gestaltete Zellen vor; Riffzellen fehlen dem Mayerschen Organe. Die Grenzschicht nach oben besteht aus Plattenepithel, welches am freien Rande selbst in ein homogenes Epithelialhäutchen umgewandelt erscheint; die Zellenkonturen sind geschwunden und nur hier und da rudimentäre Zellenkerne sichtbar. Im Zwischenraume der Papillen des freien Leistenrandes lagern die Epithelialzellen dichtgedrängt und ragen an der Basis des Papillarteiles in Form von Epithelialzapfen in das Bindegewebe vor. Einzelne der Epithelialzapfen, besonders die in dem freien Leistenrande, dringen etwas tiefer in die Schleimhaut vor, so dafs es hier den Anschein hat, als ob mehrere Papillen von einer gemeinsamen Basis entsprängen.

Je zwei Geschmacksleisten bilden mit ihren Seitenrändern die Geschmacksfurche (Fig. 283); sie stellt einen im Querschnitte spaltförmigen Raum von verschiedener Tiefe vor; an der Basis dieses Spaltes ragt oft eine beginnende Leiste hervor, oder aber es stülpt sich der Ausführungsgang einer Drüse hügelförmig heraus, so dafs die Geschmacksfurche an der Basis mit zwei kurzen Schenkeln endigt oder besser gesagt, die Geschmacksfurche spaltet sich an der Basis gabelig. Die Epithelialschicht der Seitenwände einer jeden Geschmacksfurche ist etwas dünner als die Epitheliallagen des freien Leistenrandes und erstreckt sich ziemlich gleichmäfsig bis zum Grunde der Geschmacksfurche, woselbst die Epitheliallage wieder an Dicke zunimmt. — In dem ganzen Epithel der Geschmacksfurche fehlen die Papillen und an Stelle derselben sind Geschmacksknospen vorhanden. Beim Pferde finden sich nur in den ausgeprägten, typischen Geschmacksfurchen, und da wieder in der Leistenwand die Geschmacksknospen vor. Die letzten Furchen jederseits in dem Mayerschen Organe besitzen nur an den dem Organe anliegenden Seitenwänden der Geschmacksfurche Schmeckbecher; die durch die Zungenschleimhaut gebildete Begrenzung der letzten Furchen entbehrt in jedem Falle der Geschmacksknospen. Auch in unausgebildet sichtbaren Geschmacksfurchen fehlen die Knospen und sind da durch Papillen ersetzt.

In einer typischen Geschmacksfurche, aus der Mitte des Mayerschen Organes entnommen, sind am Querschnitte jederseits 7—8 Geschmacksknospen

vorhanden, welche nahe am Grunde beginnen, um dann etwa ²/₃ der Seitenwände der Geschmacksfurche nach oben zu einzunehmen, so dafs im letzten oberen Dritteile keine Geschmacksbecher mehr vorkommen. An den knospenfreien Partien der Geschmacksleisten, also im oberen Dritteile, münden die Ausführungsgänge der zusammengesetzten Schleimdrüsen. — Das Bindegewebe, welches unmittelbar an das Epithel der Geschmacksfurche angrenzt, ist fibrillärer Natur und sehr kernreich; teils runde, teils ovale Kerne liegen sehr dicht gedrängt, und es könnte mit Recht für dieses Bindegewebe der Name „Kernzone“ gebraucht werden. Die Kerne selbst scheinen nur zum Teile dem Bindegewebe anzugehören, die gröfsere Anzahl wird dem hier angehäuften Gewebe zuzuzählen sein. Die Begrenzung des Bindegewebes gegen das Epithel ist eine scharfe, es fehlt der Geschmacksfurche der Papillarteil der Schleimhaut in der ganzen Ausdehnung.

3. Das Schwein. Jederseits am Seitenrande des Zungengrundes erstreckt sich das Mayersche Organ dieser Tiere (Fig. 284 und 285) als ein rosenroter, längsovaler, etwa 7—8 mm in der grofsen Achse messender Hügel. Die Geschmacksleisten, 3—4—5 an der Zahl, sind senkrecht zum Zungenrande gelagert, verlaufen ziemlich parallel untereinander und sind von sehr schmalen, jedoch tiefen Geschmacksfurchen begrenzt.

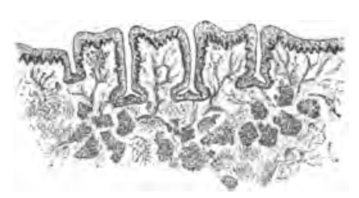


Fig. 284. Querschnitt durch das Mayersche Organ des Schweines. (Original.)

An einem mikroskopischen Querschnitte erscheinen die Geschmacksleisten von einer eigentümlichen, für die Tiergattung charakteristischen Form, indem jede Geschmacksleiste wie mit einem Stiele aufsitzt, da die Basis derselben stark eingeschnürt ist; die Seitenwände verlaufen dann ziemlich gerade und bilden mit dem horizontal verlaufenden freien Rande einen nahezu rechten Winkel. Der Querschnitt der Leiste ist demnach quadratisch und sitzt mit einem dünnen Halse dem Grundgewebe auf. Der obere, freie, horizontal verlaufende Rand besitzt in der Mitte eine seichte Einbuchtung. Die eben geschilderte Form der Geschmacksleiste gilt nur für die ausgesprochenen mittleren Leisten. — Zwischen je zwei Geschmacksleisten liegen die von ihnen begrenzten Geschmacksfurchen; sie stellen spaltförmige Räume dar, welche sich an der Basis, da eben jede Leiste an dieser Stelle eingeschnürt ist, gabelig spalten, wobei die Äste der Geschmacksfurche horizontal gestellt sind.



Fig. 285. Geschmacksfurche aus dem Mayerschen Organe des Schweines. (Original.)

In das sehr kernreiche, fibrilläre Bindegewebe der Leiste ragen vom Grunde aus bis zur Mitte mächtige, zusammengesetzte Schleimdrüsen vor, deren Ausführungsgänge niemals an der Seitenwand, sondern immer am Grunde der Geschmacksfurche ausmünden. Spaltförmige Lymphräume (Lymphsinus) sind mehrere vorhanden, und es hat den Anschein, als ob von einem mittleren, gröfseren Lymphsinus der Leiste selbst zwei kleinere Lymphspalten in die entsprechenden Geschmacksblättchen auslaufen würden. Der Lymphraum ist von einem einschichtigen Plattenepithel bedeckt und enthält zahlreiche lymphoide Elemente, die sich auch im Bindegewebe der Leiste selbst zu Gruppen vereinigt vorfinden.

Der Epithelialüberzug des freien Randes der Geschmacksleiste ragt in der Mitte in Form eines buchtigen Zapfens hervor und scheidet die Ge-

schmacksblättchen voneinander, er ist in der Mitte am mächtigsten und verjüngt sich gegen die Blättchen allmählich. Auf den Blättchen lagert nur ein sehr dünner Epithelialbelag, welcher gegen die Seitenwand der Leiste etwas an Durchmesser zunimmt, um dann plötzlich in der Mitte der Leiste, gerade an der Stelle, wo die Geschmacksknospen eingelagert sind, schmäler zu werden, und der als ein sehr dünner Überzug auch den Grund der Geschmacksfurche bedeckt. — An dem freien Rande der Geschmacksleiste ragen lange, fadenförmige Wärzchen bis zur Oberfläche des Epithels vor. Einfache kürzere Papillen finden sich auch an den Seitenflächen der Geschmacksleiste bis zu deren Basis vor; in der Geschmacksknospenregion liegen jedoch die Papillen reihenartig hintereinander und alternieren mit ebenso reihenartig gelagerten Geschmacksknospen, so dafs man an einem Horizontalschnitte durch die Geschmacksleiste abwechselnd eine Papille und dann einen Geschmacksbecher vorfindet.

Die länglich gestalteten Geschmacksknospen liegen 5—6 übereinander in fast regelmäfsigen Abständen und erstrecken sich von der Basis bis zur Mitte der Geschmacksleiste. Die letzte Geschmacksfurche besitzt nur an der der letzten Leiste anliegenden Seitenfläche Geschmacksknospen; die von der Schleimhaut der Zunge gebildete Wand der letzten Furche ist becherlos.

4. Der Hund. Am Zungengrunde in der Nähe des Randes befindet sich beiderseits an der Hundezunge je ein Mayersches Organ; dasselbe ist länglich oval gestaltet und beträgt im Längendurchmesser 1—1,5 cm. Die hügelartige Hervorragung zeigt an der Oberfläche 7—8 Geschmacksleisten und dem entsprechend Geschmacksfurchen. Die Anordnung der Leisten und Furchen ist bei dem Hunde eigentümlich und für die Tierart charakteristisch. In der Mitte des Organes liegen die Geschmacksfurchen senkrecht zur Längsachse der Zunge und verlaufen vollkommen gerade; die vor und hinter der medialen Leiste gelegenen Geschmacksleisten sind an ihren Enden gegen die Mitte zu gekrümmt, woraus eine zwiebelartige oder, besser gesagt, eine melonenartige Lagerung der Geschmacksleisten im Organe resultiert.



Fig. 286. Querschnitt durch das Mayersche Organ des Hundes. (Original.)

Im Querschnitte (Fig. 286 und 287) erscheinen die Geschmacksleisten sehr verschieden; während nämlich die mittleren Geschmacksleisten mit breiter Basis aufsitzen und nahezu quadratisch gestaltet sind, wobei jedoch der freie Rand eine hügelartige Hervorragung oder aber eine talartige Vertiefung aufweisen kann, sind die seitlichen Geschmacksleisten von dreieckiger Form und haben somit keinen freien Rand, sondern statt desselben eine Spitze. Von Spalträumen im Gewebe der Leiste, wie sie bei den vorhergehenden Tieren als Lymphräume beschrieben wurden, findet sich beim Hunde nur einer in der Mitte des Leistengewebes nahe der Basis abgelagert. Der unregelmäfsig gestaltete Lymphsinus ist mit einer Epitheliallage ausgekleidet und enthält zahlreiche Lymphzellen.

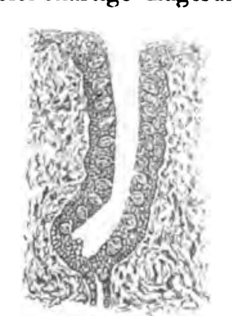


Fig. 287. Geschmacksfurche aus dem Mayerschen Organ des Hundes. (Original.)

Das Grundgewebe der Leiste besteht aus einem kernreichen, fibrillären Bindegewebe, in welchem zahlreiche Herde lymphoider Elemente in Form von Drüsenelementen und auch als adenoide Substanz angehäuft vorkommen. Aufserdem verlaufen im Gewebe der Leiste sehr weite, vielfach gewundene Aus-

führungsgänge von Drüsen, einer kleinen Speichel- und einigen Schleimdrüsen; in der Regel sind in einer Leiste 2—3 solcher Gänge vorhanden, welche durch die ganze Substanz der Geschmacksleiste nach oben verlaufen, um an deren freiem Rande entweder kuppenförmig oder in einer Vertiefung auszumünden, weshalb auch die wechselnde Gestalt des freien Leistenrandes, in dem einen Falle ein Hügel, in dem anderen eine Vertiefung am freien Rande angetroffen wird.

Das geschichtete Epithel der Geschmacksleisten erweist sich nur am freien Rande der Leiste etwas dicker; an den Seitenwänden und am Grunde der Geschmacksleiste bildet es eine gleichmäfsige dünne Schicht. Papillen sind am freien Rande der Leisten etwa 4 zugegen; sie zeigen sich hügelartig gestaltet und ragen nicht durch die ganze Dicke des Epithels, sondern nähern sich der Form nach mehr der Blättchengestalt und besitzen an der Oberfläche hie und da kleine, sekundäre, konische Wärzchen, welche ebenfalls das Epithel nicht bis zur Oberfläche durchdringen. Die ganze Geschmacksfurche, also der Seitenrand der Leisten mit dem Verbindungsstück, sind papillenfrei.

Die allseitig von einer gleichmäfsigen Epithellage überdeckte Geschmacksfurche enthält in dem Epithel der Seitenwände am Querschnitte 10—12 deutliche Geschmacksknospen, sie füllen den ganzen Raum von dem Verbindungsstücke jederseits, längs der Seitenwand bis zum oberen Rand der Geschmacksleiste aus.

5. Die Katze. Das rudimentär gebildete Mayersche Organ der Katze (Fig. 288) verdient eigentlich den Namen eines Geschmacksorganes nicht, da der wichtigste Teil desselben, nämlich die Geschmacksknospen, fehlt. Es repräsentiert sich als ein schmaler, weifser, ziemlich dicker Epithelstreifen, welcher an der Zungenbasis am Seitenrande in der Länge von 1—1,5 cm abgelagert ist. Die Oberfläche dieses Epithelstreifens ist mit langen, keulen- und hakenförmigen Wärzchen bedeckt, und es gestaltet sich demnach der Querschnitt des Organes als ein kammförmiges Gebilde; die Leisten sind in lange Papillen umgewandelt, und im Epithel derselben fehlen die Geschmacksknospen.

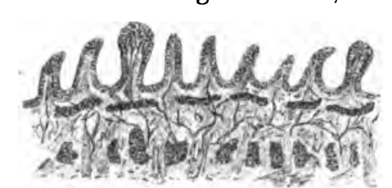


Fig. 288. Querschnitt durch das Mayersche Organ der Katze. (Original.)

Histologie der umwallten Papillen. Die umwallten Wärzchen, Papillae circumvallatae s. vallatae, stellen verschiedenartige, meist jedoch plane Erhabenheiten der Zungenschleimhaut dar; sie sind mit den weitaus meisten Fasern des Glossopharyngeus versehen. Die plane oder auch etwas seicht deprimierte, auch oft mit Wärzchen versehene Oberfläche liegt im Niveau der Schleimhaut; ein tiefer, um die Papille herumziehender Spalt trennt dieselbe von dem umgebenden Teil der Zungenschleimhaut. Die um die Papille herumziehende Vertiefung oder der Spalt wird mit dem Namen „Wallgraben" bezeichnet; die innere Begrenzung desselben stellt die Seitenwand der Papille selbst dar; sie führt den Namen „Geschmacksregion", während die äufsere Grenze des Spaltes durch die anstofsende Zungenschleimheit gebildet wird und den Namen „Ringwall" führt. In der Tiefe des Wallgrabens münden zahlreiche acinöse Drüsen, sog. seröse oder Eiweifsdrüsen nach Ebner aus.

Jedes umwalltes Wärzchen besitzt einen geschichteten Epithelüberzug; die tiefsten, der Schleimhaut anliegenden Zellen gehören dem kubischen Epithel an; die darauf folgenden Schichten enthalten Zellen,

welche sich immer mehr abplatten und schliefslich eine aus Plattenepithel zusammengesetzte Epithelialmembran bilden, welche als eine starre, jedoch dünne Hornplatte das Wärzchen nach aufsen begrenzt. In bezug auf seine Mächtigkeit verhält sich der Epithelialüberzug an den verschiedenen Stellen verschieden, so ist der freie Rand des Wärzchens mit einem dicken Epithelüberzuge bedacht, während der Seitenrand der Papille die dünnste, der Grund des Wallgrabens und der Ringwall wieder eine dickere Epithelialbedeckung aufweisen. Das Epithel des freien Randes der Papille enthält zahlreiche, einfache, oft aber auch zusammengesetzte Wärzchen, welche bis zur Hornschicht des Epithels reichen. Der Seitenrand der Papille oder die innere Fläche des Wallgrabens besitzt ein geschichtetes Epithel, in welchem die Geschmacksknospen abgelagert sind; hier fehlen die Wärzchen und sind durch terminale Geschmacksapparate ersetzt. Die Anzahl der Geschmacksknospen, welche die innere Wand des Wallgrabens beherbergt, sind durch Zählungen sichergestellt worden, und nach diesbezüglichen Angaben und eigenen Untersuchungen beläuft sich die Anzahl der Geschmacksbecher in einer umwallten Papille des Schafes auf 480, der Ziege auf 1300 (nach eigener Zählung) und des Rindes auf 1760.

Am Grunde des Wallgrabens und am Ringwall selbst treten wieder teils einfache, teils jedoch zusammengesetzte Papillen in die mächtige Epithelschicht dieser Teile ein und ragen bis zur Hornschicht vor. — Der Epithelüberzug der umwallten Papille enthält demnach nur dem Seitenrand des Wärzchens oder der inneren Fläche des Wallgrabens entsprechend Geschmacksknospen eingelagert, der übrige Teil beherbergt ziemlich mächtige Papillen.

Das Grundgewebe der umwallten Wärzchen besteht aus einem kurzen, in kleinen Zügen angeordneten, fibrillären, mit elastischen Fasern untermengten Bindegewebe. Zahlreiche kleine Spalten zwischen denselben entsprechen den Lymphräumen.

Die Blutgefäfse bilden ein zierliches Kapillarnetz mit länglichen, maschenförmigen Schlingen, welches gegen den freien Rand in die Papillen eindringt und dort in zentral verlaufende Venen übergeht; nach Vereinigung derselben treten gröfsere Stämme in weite, am Grunde und in der Substanz der umwallten Wärzchen gelegene Venen ein.

Die eintretenden Nervenstränge zerfallen sehr bald in einzelne Nervenbündel, welche sich mehr an den Seitenrand der Papille halten und in ihrem Verlaufe durch zahlreiche Ganglien Zuzug von Fasern erhalten; in der Gegend der Becherregion bilden sich mehrfache Nervennetze heraus, und von dem letzteren treten Fäserchen in das Epithel zu den Knospen und auch zwischen die Epithelzellen, um dort frei mit knöpfchenartigen Anschwellungen zu endigen.

1. Die umwallten Papillen des Pferdes, in der Regel zwei, in seltenen Fällen deren drei, liegen näher dem Zungengrunde im Zungenmittelstücke an der Zungenrückenfläche.

An einem Querschnitte einer umwallten Papille (Fig. 289 und 290) erscheint der freie Rand, entsprechend seinen hohen, kammartigen Hervorragungen, gewellt; das Epithel bildet eine mächtige Schicht an dieser Stelle und ragt in Form von Zapfen zwischen den Papillen tief in die bindegewebige Grundlage der umwallten Papille hinein. Jeder Epithelialzapfen scheidet die grofsen, zu-

sammengesetzten Wärzchen des freien Randes voneinander. — Die Wärzchen des freien Randes der umwallten Papille stellen konische, mit breiter Basis aufsitzende, hügelartige Hervorragungen dar; von der Oberfläche derselben erheben sich zahlreiche, nahezu fadenförmige, sekundäre Papillen, die ihrerseits bis zur Hornschicht des die primären Wärzchen gleichmäfsig überziehenden Epithels reichen. In der Regel finden sich an einem Querschnitte 6—7 solche zusammengesetzte Wärzchen am freien Rande vor.



Fig. 289. Umwallte Papille des Pferdes im Querschnitt. (Original.)

Das Epithel des Seitenrandes der umwallten Papille verschmälert sich gegen den Grund des Wallgrabens, an demselben selbst bildet es nur eine dünne Schicht und ist vollkommen papillenfrei; dagegen finden sich in diesem Epithel zahlreiche Geschmacksknospen in Reihen übereinandergelagert vor; gewöhnlich bis zum oberen Vierteil des Seitenrandes reichend sind 7—12 Geschmacksknospen an einem Querschnitte in regelmäfsigen Abständen vorhanden. Im oberen Vierteile des Seitenrandes und an dem Übergange zum freien Rande treten zylindrisch geformte Wärzchen auf, welche bis zur Epitheloberfläche vorragen.

Der Wallgraben bildet einen gegen die Basis der Papille geneigten, schmalen Spalt, welcher im Epithel am Grunde und an dem Übergange zur Seitenwand weder Papillen noch Geschmacksknospen aufweist, und nur hie und da mündet am Grunde selbst der mächtige Ausführungsgang einer Schleimdrüse in den Spalt hinein. — Der Ringwall besitzt einen ebenso mächtigen Epithelüberzug wie der freie Papillarrand und enthält zahlreiche, nahezu fadenförmige, bis zur Oberfläche des Epithels vordringende einfache Papillen.



Fig. 290. Schmeckbecherregion einer umwallten Papille des Pferdes. (Original.)

Ein straffes, feinfaseriges Bindegewebe, in Form von Strängen angeordnet, bildet die Grundlage der umwallten Papillen des Pferdes und begrenzt zahlreiche kleine, spaltförmige Räume (Lymphräume), aufserdem aber auch grofse unregelmäfsige, oft kommunizierende, vielfach gebuchtete Höhlen, besonders an der Basis der Papille, welche eine bindegewebige Umzäunung aufweisen und rote Blutkörperchen enthalten. Diese als Bluträume aufzufassenden Höhlen stellen ein kavernöses Gewebe dar und enthalten venöses Blut, da sie mit grofsen Venenstämmen in Verbindung treten oder gewissermafsen Ausbuchtungen der letzteren (Aneurysma dissecans) darstellen.

Eigentümlich verhalten sich die Drüsen im Gewebe der umwallten Wärzchen; während gegen den Seitenrand, und zwar der Schmeckregion entsprechend, langgezogene Schleimdrüsenkonvolute vorkommen, welche zumeist mit einem oder mehreren Ausführungsgängen an der Basis des Wallgrabens münden, finden sich im Gewebe an der Basis der Papille kleinere Drüsenpakete mit hellen, grofsen Sekretionszellen und bedeutend gröfseren Acini, die sich zu einem grofsen, mit geschichtetem Epithel ausgekleideten Ausführungsgange vereinigen, welcher wieder senkrecht durch die Papille nach oben verläuft und am freien Rande der umwallten Papille, mitten an der Oberfläche, mit einer trichterförmigen Öffnung nach aufsen mündet. Der eigentümliche Bau der Drüse, besonders die Sekretionszellen und der Ausführungsgang, bestimmen mich, diese Drüse als „Speicheldrüse“ anzusprechen.

Über die Anordnung der Blutgefäfse in den umwallten Wärzchen des

Pferdes bleibt zu erwähnen, dafs ziemlich grofse Arterienstämme gegen die Oberfläche ziehen, sich hier in Kapillaren auflösen, welche als langgezogene Netze bis in die sekundären Papillen der freien Oberfläche des Wärzchens hineindringen, um dann in eine zentral verlaufende Vene zu münden; mehrere Venenstämme vereinigen sich zu Venennetzen, welche wieder in die geschilderten Bluträume am Grunde der Papillen einmünden resp. sich in das kavernöse Gewebe ergiefsen.

Die umwallten Papillen des Rindes, des Schafes und der Ziege stimmen in bezug auf den Bau vollkommen überein.

Das Grundgewebe der umwallten Papillen (Fig. 291 und 292) besteht aus einem sehr feinen, jedoch ungemein kernreichen Bindegewebe mit hie und da zerstreut liegenden Anhäufungen lymphoider Elemente, oft in Form der adenoiden Substanz. Die Basis der Papille ist in den ausgeprägten Formen schmal und geht in nach aufsen gewölbte Seitenwände über, welche wieder den kugelig gestalteten freien Rand allmählich bilden. Neben diesen Formen der umwallten Papillen finden zahlreiche Übergangsformen statt, welche oft eine breitere Basis und einen schmalen freien Rand besitzen können. Unter der Basis der Papille finden sich Schleimdrüsenkonvolute, deren Ausführungsgänge in der Tiefe des Wallgrabens ausmünden. Lymphräume in Form kleiner Spalten durchziehen als schmale Streifen das Grundgewebe an der Basis nach allen Richtungen. Ein einfaches, mit länglichen Maschen versehenes Kapillarnetz ergiefst sich in die zentral in der Papille gelegenen Venen.



Fig. 291. Umwallte doppelte Papille des Schafes im Querschnitt. (Original.)

Das Epithel überzieht in Form einer mächtigen Schicht die freie Oberfläche der Papille und bildet in der Mitte derselben einen etwas mächtigeren Zapfen, der tiefer in das Papillengewebe eindringt. Am freien Rande sind einfache und gegen den Übergang in den Seitenrand sind zusammengesetzte Papillen vorhanden. Der papillenfreie Seitenrand ist mit einem sehr dünnen Epithel überzogen, in welchem zahlreiche Geschmacksknospen liegen. In der Regel weist ein Querschnitt aus der umwallten Papille etwa 10 übereinandergelagerte Geschmacksbecher auf. Am Grunde des Wallgrabens befindet sich wieder eine dickere Epithellage vor, und es münden daselbst spärliche Schleimdrüsen aus. Der Ringwall besitzt ebenfalls einen sehr dünnen Epithelüberzug und ist gerade so wie die Schmeckregion vollkommen papillenfrei. — Sind zwei Papillen von einem gemeinschaftlichen Walle umgeben (Fig. 291), so erhebt sich zwischen beiden eine Scheidewand, und nur die einander zugekehrten Seitenflächen beider Papillen, also die Geschmacksregionen, enthalten Schmeckbecher, während die Scheidewand selbst in ihren Seitenflächen eine dünne Epithellage aufweist, papillenfrei ist und gewöhnlich die Ausführungsgänge gröfserer Schleimdrüsen enthält.



Fig. 292. Schmeckbecherregion einer umwallten Papille des Schafes. (Original.)

Die umwallten Papillen des Schweines (Fig. 293), 2—3 an der Zahl, liegen ebenso wie bei dem Pferde. An einem Querschnitte präsentiert sich das Grundgewebe der umwallten Papille als aus grobmaschigem Bindegewebe bestehend, welches in kurzen Zügen angeordnet, sich vielfach kreuzt und demnach eine maschenartige Struktur aufweist; die Anordnung ist in der Mitte der Papille am dichtesten und bildet hier ein förmliches Filzwerk. Die

Basis ist sehr schmal, während die Seitenwände (Geschmacksregionen) abgerundet erscheinen und in den etwas hervorgewölbten, freien Papillenrand übergehen. Zwischen den mit reichlichen elastischen Elementen ausgestatteten Bindegewebszügen der Grundlage der Papille verlaufen die Arterien und Venen, und es schliefsen sich denselben noch Lymphräume an, wie dieselben bei den anderen Tieren beschrieben wurden. Nur in den tieferen Partien der Papillen kommen beim Schweine Drüsen, und zwar Schleimdrüsen vor. In der Geschmacksregion erscheint das Bindegewebe viel zarter und feiner und weist zahlreiche dichtgedrängte Kerne auf, weshalb es als „kernreiche Geschmackszone" bezeichnet werden kann und die Grundlage der Geschmacksregion bildet.



Fig. 293. Umwallte Papille des Schweines im Querschnitt. (Original.)

Entsprechend der Konfiguration der Papille ist der Wallgraben im Querschnitt als ein jederseits gegen die Basis sich neigender, sichelförmig gestalteter Spalt sichtbar, dessen Spitze abgerundet an der Papillenbasis endigt. Der Ringwall steht nahezu in demselben Niveau mit dem freien Rande der Papille, und unter der Basis des Ringwalles sind zahlreiche Drüsenkonvolute eingelagert, die sich als wahre, zusammengesetzte Schleimdrüsen erkennen lassen und mit ihren mächtigen Ausführungsgängen in den Ringwall selbst einmünden.

Der freie Papillenrand des umwallten Wärzchens weist eine mächtige Epithelschicht auf, welche wieder so wie beim Rinde einen grossen, buchtigen, in die Tiefe dringenden und in der Mitte gelegenen Epithelzapfen bildet. Aus dem Grundgewebe des Wärzchens ragen in dieses mächtige Epithel durchwegs zusammengesetzte Papillen von konischer Gestalt bis zur Oberfläche vor; dieselben sind in der Mitte des freien Randes und zwar neben dem beschriebenen Epithelzapfen am mächtigsten und nehmen gegen den Seitenrand an Gröfse ab. — Die Epithelialschicht der Schmeckregion ist bei weitem eine geringere als jene des freien Randes, in derselben kommen auch Papillen vor, welche jedoch in der eigentlichen Geschmacksregion mit Geschmacksbechern abwechseln, und zwar so, dafs auf eine Papillenreihe eine Becherreihe usf. folgt.

Die eigentliche Geschmacksbecherregion erstreckt sich nicht auf den ganzen Seitenrand der Papille, sondern beginnt etwas über dem Grund des Wallgrabens und reicht bis über zwei Dritteile des Seitenrandes, woselbst die Geschmacksbecher scharf begrenzt endigen. Die 12—14 Geschmacksbecher, im Querschnitte übereinandergelagert, sind so dicht gedrängt, dafs sie sich berühren; von spindelförmiger Gestalt erstrecken sie sich durch die ganze Dicke des Epithels und scheinen dem Bindegewebe der Geschmackszone direkt aufzusitzen. Nach Schwalbe kommen auch an der freien Oberfläche der umwallten Papille Geschmacksknospen vor und sollen sich an jenen Stellen befinden, welche wie eine aufgesetzte Papilla fungiformis aussehen.

Die umwallten Papillen des Hundes (Fig. 294), in der Zahl von 4—6, besitzen ein sehr feinfaseriges Bindegewebe, welches in Form eines feinen Filzwerkes Gefäfs- und Lymphräume einschliefst; besonders erstere geben dem Grundgewebe die Bedeutung eines kavernösen Gewebes. Sonst ein sehr derbfaseriges Gewebe, wird dasselbe gegen die Geschmacksregion etwas durchsichtiger, die Konturen der Fasern schwinden immer mehr und mehr, und zahlreiche Kerne treten in der lichter gewordenen Grundsubstanz auf. An der Basis befindet sich ein Geflechte, in welches Ganglienzellen eingestreut sind von 0,020—0,028 mm Gröfse; Varikositäten an den Nervenendfasern sind nicht selten. Der Form nach erscheint die umwallte Papille an der Basis eingeschnürt, die Seitenwände treten nach aufsen gewölbt bis über das Niveau der Zungenschleimhaut hervor, und der ziemlich gerade verlaufende, freie

Papillarrand zeigt 1—2 sehr tiefe, bis unter die Mitte der Papille reichende Einschnitte. — Der Wallgraben stellt jederseits einen sichelförmig gebogenen Spalt dar, welcher am Grunde der Papille abgerundet endigt. Der Ringwall reicht nicht bis zur Höhe des freien Papillarrandes, führt ein sehr kernreiches Bindegewebe und enthält die Ausführungsgänge der Schleimdrüsen.

Das Epithel des freien Papillarrandes überzieht als eine dünne Schicht die Oberfläche des Wärzchens und folgt auch den spaltförmigen Vertiefungen, nur hier und da eine etwas verdickte Stelle aufweisend. Eigentliche Papillen fehlen dem freien Rande, nur stellenweise erheben sich kleine konische Hügelchen. Nicht selten finden sich daselbst Epithelwucherungen und abgeschnürte Epithelperlen vor (Musterle). Der Seitenrand weist ebenfalls einen womöglich noch dünneren Epithelüberzug auf; auch die Seitenwand besitzt kleine Einbuchtungen und hier und da ein etwas dickeres Epithel, welches in Form von kleinen Epithelzapfen in das kernreiche Grundgewebe der umwallten Papille hineinragt, wodurch im Seitenepithel zwei Zonen entstehen, getrennt durch einen Epithelzapfen, welcher in das Stroma hineinreicht und über die Knospen zieht. Die Geschmacksregion der umwallten Papille des Hundes ist sehr klein; sie beginnt nahezu am Grunde des Wallgrabens und erstreckt sich nicht vollkommen bis zur Mitte der Seitenwand; die dichtgedrängten Geschmacksknospen, 12—14 an der Zahl, berühren sich im Querschnitt gegenseitig und füllen die eigentliche Geschmacksregion aus.



Fig. 294. Umwallte Papille des Hundes im Querschnitt. (Original.)



Fig. 295. Umwallte Papille der Katze im Querschnitt. (Original.)

Die umwallten Papillen der Katze (Fig. 295), 6 an der Zahl, haben einen gleichmäfsigen epithelialen Überzug, der hie und da eine fadenförmig gestaltete Papille beherbergt. Eine eigentliche Geschmacksregion ist nur in einzelnen umwallten Papillen, und zwar speziell an den gröfseren, und da wieder nur an einzelnen Stellen, vorhanden. Sie findet sich nahe dem Grunde des Wallgrabens und enthält im Querschnitt 2—3 ziemlich grofse Geschmacksbecher. In den Wallgraben selbst münden zahlreiche Ausführungsgänge der mächtigen, unter den umwallten Papillen gelegenen Schleimdrüsen aus. Die Bindegewebsgrundlage der umwallten Papille verhält sich so wie jene des Hundes.

Häufig sind Doppelpapillen vorhanden, welche von einem gemeinsamen Wallgraben umgeben werden. Die Papillenoberfläche zeigt atypische Epithelwucherungen, Zapfen und abgeschnürte Zellennester, „Perlen“ im Stroma. Wird die Papille nach der Methode von Golgi behandelt, so trifft man im Oberflächenepithel nicht selten eigentümliche Zylinderzellen, die hie und da etwas schwach gebogen erscheinen und die schwache Reaktion geben. Das Seitenepithel behält auf der dem Graben zugekehrten Fläche die dünne Lage bei, zum Unterschied von anderen Tieren (Pferd, Schaf). Manchmal kommen Geschmacksknospen im Seitenepithel des Ringwalles vor.

Histologie der keulenförmigen Papillen. Das Grundgewebe der keulenförmigen Papillen, die oft schon an einer und derselben Zunge Verschiedenheiten darbieten und auch bei den verschiedenen Haussäugetieren typische Unterschiede erkennen lassen, wird von einem sehr kernreichen, zarten Bindegewebe gebildet, welches an der Oberfläche mit

zahlreichen sekundären Papillen bedeckt ist; sowohl die Seitenwand als auch die freie Oberfläche trägt kurze, spitze Papillen und verleiht dem Ganzen ein knospenförmiges Aussehen. An der Basis tritt eine gröfsere Arterie ein, welche baumzweigartig bis zu den sekundären Papillen vordringt und daselbst ein Kapillarnetz in jede Papille hineinsendet, welches sich in eine zentrale Vene vereinigt, die wieder in gröfsere Venenstämme an der Basis der keulenförmigen Papille einmünden.

Das Epithel bildet an der ganzen Oberfläche einen nahezu gleichmäfsig dicken Überzug und besteht in den tieferen Schichten aus kubischen, mit sehr grofsen Kernen versehenen Zellen, welche in einer Lage alle durch die sekundären Papillen gebildeten Berge und Täler gleichmäfsig ausfüllen; auf diese Lage folgen gewöhnliche, polygonale Zellen, welche sich gegen die Oberfläche allmählich abplatten und in eine ziemlich dicke Epithelialmembran (Stratum corneum) übergehen.

Im Epithel der Kuppe der keulenförmigen Papillen finden sich die Geschmacksbecher angeordnet, jedoch nicht überall in gleicher Zahl und in gleicher Menge. Zunächst sind es die an der Zungenspitze vorkommenden Papillen, welche fast sämtlich mit Geschmacksbechern ausgestattet sind; am Querschnitt trifft man im Epithel der Kuppe der keulenförmigen Papillen 1—5, die ganze Dicke des Epithels einnehmende Geschmacksbecher an, welche jenen in dem Mayerschen Organe und in den umwallten Papillen vollkommen gleichen. Werden die keulenförmigen Papillen geköpft, d. h. in Horizontalschnitte zerlegt, so ist die Anordnung der Geschmacksbecher deutlich zu sehen, und man bemerkt oft 8—10 Geschmacksknospen, welche um eine mittlere, grofse Geschmacksknospe im Kreise herumgelagert sind, die Anordnung ist deshalb eine rosettenförmige. In manchen Fällen kamen nur 5 in der Weise angeordnete Geschmacksknospen in der Kuppe der Papille vor.

Die keulenförmigen Papillen des Pferdes enthalten im Epithel des freien, mit zahlreichen, oft zusammengesetzten Papillen versehenen Randes, und zwar in der Mitte desselben, spärliche Geschmacksbecher.

Die keulenförmigen Papillen des Rindes besitzen, und zwar besonders die an der Zungenspitze vorkommenden, rosettenförmig angeordnete Geschmacksbecher im Epithel des freien Randes.

Die keulenförmigen Papillen des Schafes. Im Epithel derselben finden sich rundovale Geschmacksknospen in grofser Menge an der Kuppe vor, welche viel durchscheinender sind als das übrige Epithel und von letzterem sich sehr schön abheben.



Fig. 296. Keulenförmige Papille der Ziege im Querschnitt. (Original.)

Die keulenförmigen Papillen der Ziege (Fig. 296). Im Epithel des freien Randes kommen zahlreiche Geschmacksknospen vor, welche nahezu den ganzen freien Rand einnehmen, an Querschnitten findet man deren oft 7—8 über den freien Rand gleichmäfsig verteilt. Überhaupt mufs die Ziege in bezug auf den Reichtum an Geschmacksbechern, besonders in den keulenförmigen Papillen der Zungenspitze, als der Gourmand der Haussäugetiere betrachtet werden.

Die keulenförmigen Papillen des Schweines. Fast alle keulenförmigen Papillen der Zungenspitze enthalten im Epithel des freien Randes mehrere Geschmacksknospen, wieder nur im mittleren Teile; auf einem Quer-

schnitte trifft man oft 4—5 Geschmacksbecher in den Epithelialzapfen zwischen den sekundären Papillen eingebettet.

Die keulenförmigen Papillen des Hundes. Verhältnismäfsig grofse Geschmacksknospen nehmen dichtgedrängt die ganze Oberfläche der keulenförmigen Papillen ein; es scheint, dafs bei den Hunden die spärlichen, in den umwallten Papillen vorkommenden Geschmacksbecher durch ein reichliches Vorhandensein der keulenartigen Papillen ihren Ersatz finden und demnach bei den Hunden die keulenförmigen Wärzchen als Geschmacksorgane mehr in den Vordergrund treten.

Die keulenförmigen Papillen der Katze. Das ganze Epithel wird von ungemein grofsen, sich berührenden Geschmacksknospen ausgefüllt, welche sogar etwas in das Gewebe der Papille hineinreichen und durch die schmalen, spaltförmigen Zwischenräume am Grunde gewissermafsen freie Papillen vortäuschen. Bei der Katze sind somit die keulenförmigen Wärzchen noch in einem höheren Grade wie bei den Hunden als die geschmackvermittelnden Organe anzusehen, da wegen des Mangels eines Mayerschen Organes die keulenförmigen Papillen vikarierend eintreten müssen.

Der feinere Bau der Geschmacksknospen. Die bisher öfters zitierten zelligen Endapparate des Geschmacksorganes, welche unter den Namen: Geschmacksbecher, Endknospen (Merkel): Schmeckbecher (Schwalbe); Geschmackszwiebeln (Sovia); Epithelialknospen (Krause); Epithelialbecher (Ranvier); Geschmackskolben (Henle) und auch Geschmacksblasen (Letzerich) in den verschiedenen Lehrbüchern figurieren, sind bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Klasse der Vögel vorgefunden worden; als becherförmige Organe beschrieb sie zuerst Leydig in der Haut der Knochenfische. Die Bedeutung als Sinnesorgane und speziell als Geschmacksorgane hebt zuerst F. E. Schulze hervor, da er in diesen Bechern zwei Zellenarten konstatierte, von denen er die einen als gewöhnliche Zylinderzellen, die anderen jedoch als Sinneszellen mit einem peripheren, stärkeren und einem zentralen, fadenförmigen Fortsatz beschrieb.

Von der Besprechung der Fundorte und der Bedeutung der becherartigen Organe der Wirbeltiere überhaupt mufs aus Raummangel hier abgesehen werden. Bei den Säugetieren wurden zuerst in dem Mayerschen Organe des Schweines die Geschmacksbecher konstatiert (Schwalbe), später sind die Becher bei allen Tieren der Säugetierklasse vorgefunden worden.

Die Haussäugetiere enthalten nervöse Geschmacksendapparate an verschiedenen Stellen der Maulschleimhaut, und als bestimmte Fundorte sind angegeben:

1. Das Mayersche Organ jener Haussäugetiere, welche ein derartiges, jedoch vollkommen ausgebildetes besitzen, und das sind das Pferd, das Schwein und der Hund.
2. Der Wallgraben der umwallten Papillen, und zwar sind in der der Papille anliegenden Fläche nur bei den Nagetieren und auch, obwohl selten, bei dem Hunde, im Ringwall bei ersteren sehr viel, bei letzterem vereinzelte Geschmacksbecher zu treffen. Auch an der freien Oberfläche der umwallten Papillen, so beim Schweine, wurden Schmeckbecher vorgefunden.
3. Am freien Rande der keulenförmigen Wärzchen (Loven, Letzerich), besonders jener der Zungenspitze vom Schaf und von der Ziege (Csokor), woselbst die Schmeckbecher rosettenförmig angeordnet die Mitte des freien Randes einnehmen.
4. Zerstreut in der Schleimhaut des weichen Gaumens, besonders an seinem Rande (Arcus palatinus), an der Rachenhöhlenfläche der Epiglottis (Verton), ja sogar im Epithel der freien Ränder der Stimmlippen des Hundes (Davis).

Die Geschmacksbecher (Fig. 297) besitzen im grofsen und ganzen die Gestalt einer oblongen Knospe und sind derartig im Epithel der vorerwähnten Fundorte eingelagert, dafs die Längenachse derselben senk-

recht auf die Schleimhautfläche gelagert erscheint. Der Gröfse und der äufseren Form nach sind die Schmeckbecher sowohl bei den Tieren derselben Spezies, als auch, jedoch typisch, bei den verschiedenen Tierspezies verschieden. In der Regel ist die Basis der Knospe breit und sitzt dem Bindegewebe resp. der Grenze zwischen Schleimhaut und Epithel auf; die Spitze ist nach der Oberfläche gerichtet und zeigt eine kleine Öffnung, den „Geschmacksporus“, welcher frei auf die Oberfläche ausmündet. Begrenzt wird die Öffnung von einem verhornten Pflasterepithel, welche den äufseren Kreis und den inneren „Geschmacksporus“ (Hermann) bilden. Durch die Verkürzung der inneren Stützzellen wird der Porus in ein Grübchen umgewandelt, dasselbe ist seicht beim Kaninchen und tief beim Menschen, Affen, Schwein und der Katze. Die Anzahl der äufseren Stützzellen beträgt etwa 10—15. Die gröfste Breite des Bechers liegt in dessen Mitte und beträgt etwa 30—40 μ im Durchmesser, die Länge macht das Doppelte der Breite aus. Die an den Geschmacksbecher anliegenden Zellen des Epithels, nach Ranvier



Fig. 297. Schmeckbecher vom Pferd aus dem Mayerschen Organ. Überosmium und Karmintinktion. (Original.)

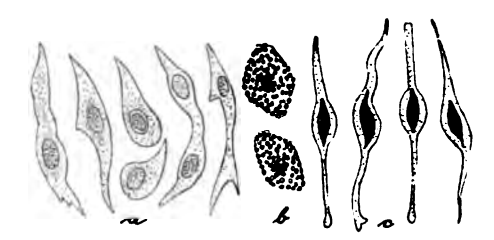


Fig. 298. Schmeckbecher des Pferdes, isoliert. *a* Stützzellen. *b* granulierte Zellen. *c* Stiftchenzellen. Drittelalkohol, Überosmium und Pikrokarmin. (Original.)

mit dem Namen „Epithelbecher“ bezeichnet, sind an der Fläche der Knospe hohlziegelartig ausgehöhlt und akkommodieren sich in bezug ihrer Form jener der Geschmacksknospe. An der Kuppe der Knospe begrenzen zwei oder mehrere Epithelzellen den Geschmacksporus, wobei jede Grenzzelle an einem Rande mit einem kleinen, halbkreisförmigen Ausschnitte versehen ist und mit einer ebenso gestalteten Zelle den Geschmacksporus bildet; in vielen Fällen ist die Epithelzelle an der Kuppe des Geschmacksbechers einfach durchlöchert, manchmal findet man auch zwei wie mit einem Locheisen ausgeschlagene Löcher in einer Zelle vor.

Der eigentliche Geschmacksbecher, welcher wie in einem durch den Epithelbecher gebildeten Gehäuse eingeschlossen ist, besteht im wesentlichen aus zwei Zellenarten: insbesondere jedoch beteiligen sich an dessen Bildung vier verschiedene Zellenformen. Die zwei Hauptzellenarten des Geschmacksorganes wurden früher mit dem Namen „Nervenzellen“ oder „Geschmackszellen“ oder „Schmeckzellen“ einerseits und „Stützzellen“ anderseits bezeichnet. Nachdem aber keine Nerven in die Zellen eintreten, bezeichnet man sie heutzutage als „Stiftchenzellen“ und „Stützzellen“ (Fig. 298).

Die äufsere Hülle des Schmeckbechers besteht aus Zellen, welche den Zwiebelschalen zu vergleichen wären, gebogene, schalenartige, spindelförmige Gebilde darstellen und mit den Namen „Stützzellen", Epithelzellen (Schultze); Hüllzellen, Deckzellen (Lovèn, Schwalbe); äufsere Zellen (Krause); Pfeilerzellen (Hermann) bezeichnet werden; diese Zellen machen den gröfsten Bestandteil der Knospe aus und sind, je mehr gegen die Peripherie gelagert, um so mehr gebogen und ausgehöhlt; ihr peripheres, gegen die Oberfläche gerichtetes Ende verjüngt sich allmählich zu einer scharfen Spitze, welche mit den anderen Deckzellen im Geschmacksporus einen Haarkranz bildet. Das zentrale, auf der Schleimhaut selbst aufsitzende Ende ist zumeist gabelig gespalten und bildet dementsprechend im Zusammenhange mit den übrigen Zellen eine zackige, mit Spitzen und Kanten versehene Basis der Geschmacksknospe, welche dem Bindegewebe der Schleimhaut unmittelbar aufsitzt. Die sonst flache Deckzelle beherbergt in dem unteren oder zentralen Ende einen deutlichen länglichovalen Kern von 8—12 μ Länge und 5—7 μ Breite mit Kernkörperchen; sonst sind in dem streifigen Protoplasma noch eine grofse Anzahl von Fettkörnchen und Vakuolen zugegen, welche sich um den ovalen Zellenkern zu Gruppen angehäuft vorfinden. Diese Stütz- oder Deckzellen befinden sich auch im Innern der Knospe, zeigen daselbst keine Krümmung, ihr peripheres Ende ist abgestützt (Stabzellen, Schwalbe), und stellen, wie schon erwähnt, den gröfsten Teil der Geschmacksknospe dar.

Eine zweite Zellenart lagert im Innern der Geschmacksknospe und findet sich bei weitem in der Minderzahl vor; diese Zellen führen den Namen „Stiftchenzellen" (Schmeck- oder Geschmackszellen nach Schwalbe; Spindelzellen, Krause; Stäbchenzellen, Merkel; Neuroepithelien, Hermann; bipolare Zellen, Ramong). Sie bestehen aus einem kernhaltigen, mittleren Teil, dem Zellkörper, und aus einem dicken peripheren und dünnen zentralen Fortsatze, welch letzterer, da er ein gewisses, den Nervenfasern ähnliches Verhalten gegen Goldchlorid zeigt, als das Ende einer Nervenfaser aufgefafst wird. Während der zentrale Fortsatz der Sinneszelle so ziemlich gleichmäfsig geformt erscheint und sowohl durch das Tinktionsverhalten als auch durch die perlenschnurartige Form an die Nervenachsenzylinder erinnert, ist der periphere Fortsatz bei den verschiedenen Zellen verschieden geformt. Einige Sinneszellen zeigen einen mehr zylindrischen, wie quer abgeschnitten endigenden Fortsatz, es sind Zellen, welche von Schwalbe mit dem Namen „Stäbchenzellen" bezeichnet werden. Die meisten Sinneszellen haben auf dem peripheren, zylindrischen Fortsatze einen kleinen konischen Aufsatz, welcher an den Geschmackporus heranreicht, ohne denselben zu überragen, und ein eigentümliches, glänzendes Aussehen darbietet. Der Kern liegt in der Mitte an der verdickten Stelle der Zelle, er ist 9—10 μ lang und 3—4 μ breit und färbt sich intensiver als jener der Stützzellen. Der Zahl nach kommen nur 4—6 solche Zellen in einer Geschmacksknospe vor und führen den Namen „Stiftchenzellen" (Schwalbe). Diese Zellen stehen mit dem peripheren Ende der Nervenfasern nicht in Verbindung, sondern die varikösen Nervenfäserchen liegen dem zentralen Ende der Zelle an. Von den Sinneszellen lassen sich je nach der Endigungsweise ihres peripheren Fortsatzes zwei Gruppen, die Stäbchen- und

Stiftchenzellen, unterscheiden, jede derselben soll einer bestimmten Geschmacksempfindung vorstehen.

Die Zellen einer dritten Form, welche neben den Deck- und Sinneszellen im Geschmacksbecher vorkommen und an deren Basis liegen (Basalzellen, Hermann), möchte ich mit dem Namen „flaschenförmige Zellen" bezeichnen; dieselben liegen meistens am Grunde des Geschmacksbechers und zeichnen sich durch einen retortenförmig abgerundeten Zellenleib aus, in welchem ein ungemein grofser, deutlicher Kern vorhanden ist; dem Zellenleib aufsitzend findet sich nur ein fadenförmig endigender, peripherer Fortsatz vor, welcher zwischen den übrigen Zellen eingelagert bis zur halben Höhe der Knospe vordringt. Die Bedeutung der Flaschenzellen ist wohl leicht zu erraten, es sind das zum Ersatz bestimmte, jugendliche Sinneszellen: ihre Kleinheit und ihr Auftreten am Grunde der Knospe sprechen ja hinlänglich dafür und lassen den Vergleich mit Ersatzzellen eines gewöhnlichen geschichteten Epithels zu.

Eine vierte Art von Zellen, für welche der Name „granulierte Zellen" gelten mag, finden sich ohne bestimmte Anordnung zwischen den übrigen Zellen des Schmeckbechers, zumeist jedoch mehr gegen den Porus hin abgelagert vor. Der Gestalt nach gleichen die granulierten Zellen den farblosen Blutkörperchen oder den Leukocythen, nur erscheint ihr Protoplasma kernreicher und grobgranuliert, so dafs der eigentliche Zellenkern gar nicht gesehen werden kann.

Ranvier hält diese Zellen für Wanderzellen, sie sollen am Grunde des Bechers eindringen und ihren Weg gegen den Knospenporus nehmen. Mehrere Umstände bestimmen mich, die granulierten Zellen als pathologische Produkte, als abgestofsene, schleimig entartete Knospenzellen anzusehen; so findet man häufig am Geschmacksporus selbst eine zerfallene granulierte Zelle, daneben wieder welche, die eben im Begriff sind, dieselbe Umwandlung zu erleiden; ferner kann durch die Anwendung der Überosmiumsäure klargelegt werden, dafs die granulierten Zellen nichts anderes als schleimig entartete Knospenzellen darstellen, indem sich der Zelleninhalt durch diese oft intensiv färbt. Die letzten zwei Zellenkategorien der Geschmacksbecher, die flaschenförmigen und die granulierten Zellen, sind demnach zufällige Befunde im Geschmacksbecher und deshalb auch in jeder Knospe in verschiedener Anzahl anzutreffen; während die ersteren als Regenerationsvorgänge aufzufassen sind, bedeuten die granulierten Zellen den Tod der Knospenzellen.

Die Geschmacksbecher der Haustiere zeigen wohl immer denselben feineren Bau und bestehen demnach aus den gleichen Elementen; nur in bezug auf die Form und Anordnung finden einige geringere Abweichungen statt.

Das Pferd besitzt melonenförmig gestaltete Schmeckbecher (Fig. 297), welche niemals durch die ganze Dicke des Epithels reichen, sondern es befindet sich zwischen dem Grund der Knospe und dem Saume der Schleimhaut etwa nur eine Zellenlage vor. Die Becher selbst erreichen der Länge nach 70—80 μ; in der Breite zeigen sie einen Durchmesser von 35—40 μ und liegen ziemlich weit ab, so dafs gröfsere Zwischenlagen die einzelnen Geschmacksbecher trennen.

Das Rind und das Schaf haben eiförmige Geschmacksbecher; dieselben sind etwas gröfser als jene des Pferdes und sitzen mit der Basis unmittelbar auf dem Schleimhautsaume und reichen sogar etwas in die Schleimhaut vor. Während der Breitendurchmesser bis 40 μ ausmacht, erreicht der Längendurchmesser 85 μ und darüber. Oft sind die Geschmacksknospen so dicht aneinander gelagert, dafs sie sich in den Konturen berühren.

Die Ziege besitzt die kleinsten Schmeckbecher (Fig. 299); dieselben sind unregelmäfsig längsoval gestaltet und betragen im Längendurchmesser nur 60—65 μ und im Breitendurchmesser 30 μ; der Grund derselben ragt auch

über die Schleimhautgrenze in das Gewebe vor. Bezüglich der Anordnung sind dieselben weniger dicht gestellt als jene des Rindes und des Schafes.

Das Schwein besitzt sehr deutliche, spindelförmig gestaltete Geschmacksknospen (Fig. 300), deren Basis wie aufgelöst erscheint und über die Schleimhautgrenze in das Gewebe der Schleimhaut hineinragt. Der Längendurchmesser beträgt oft bis 90 μ und darüber, während die Breite bis 20 μ mifst. Die einzelnen Geschmacksbecher sind durch papillenartige Fortsätze der Schleimhaut voneinander geschieden.

Der Hund enthält im Epithel der umwallten Wärzchen wieder nahezu kreisrunde Schmeckbecher von aufserordentlicher Kleinheit (Fig. 301), sie reichen nur bis zur Schleimhautgrenze und haben einen Längendurchmesser und einen Breitendurchmesser von 30 μ. In der Mitte berühren sich die einzelnen Schmeckbecher mit ihren Konturen.

Die Katze besitzt sehr unklare und spärliche Geschmacksknospen, welche nur stellenweise in dichteren Haufen abgelagert sind. Die Gröfse derselben ist annähernd jene wie bei den Hunden.

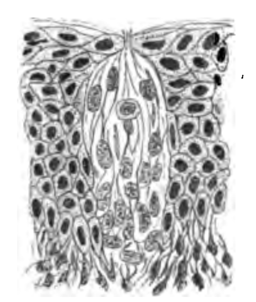


Fig. 299. Schmeckbecher der Ziege aus der umwallten Papille. (Original.)

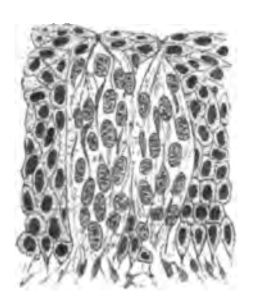


Fig. 300. Schmeckbecher des Schweines aus der umwallten Papille. (Original.)

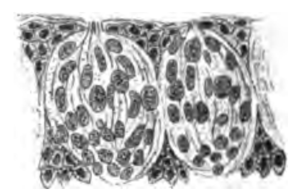


Fig. 301. Schmeckbecher vom Hund aus der umwallten Papille. (Original.)

Die Nervenendigung in der Zungenschleimhaut*). Über die Art der Nervenendigung in der Schleimhaut der Zunge sind die Ansichten verschieden und die Untersuchungen bisher in zu geringem Umfange vorgenommen.

Zumeist waren das Mayersche Organ und die umwallten Wärzchen als Untersuchungsobjekte auserkoren, deren Morphologie dementsprechend auch genauer studiert wurde. Die Ansicht, dafs die in das Zungengewebe eintretenden Nervenfasern nicht nur allein zu den becherförmigen Organen im Zungenepithel hintreten, sondern auch die übrige Schleimhaut der Zunge mit Endzweigen versehen, fand immer mehr Anhänger. Ja man beobachtet hier gewissermafsen eine Teilung der Arbeit, indem die Fasern des Ramus lingualis vom Glossopharyngeus nahezu ausschliefslich in die becherförmigen Geschmacksendapparate eindringen, sei es in die umwallten und in die keulenförmigen Wärzchen, sei es in das Mayersche Organ selbst, während wieder der Zungenast vom dreigeteilten Nerven, welcher bekanntlich nur die vordere Zungenpartie zu versorgen hat, in der Zungenschleimhaut selbst sein Ende findet.

An freien entsprechend behandelten Querschnitten**) des Zungengewebes läfst sich wohl kein Unterschied zwischen den Fasern des Glossopharyngeus und des Trigeminus aufstellen, und es können nur die Nervenfasern im allgemeinen in Betracht gezogen werden. — Die Zungennerven

*) Histologische und physiologische Studien über das Geschmacksorgan von Dr. Otto Drasche. Sitzungsbericht der k. k. Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. LXXXVIII. Heft 3–5.

**) Behandlung der Schnitte nach der Goldchloridmethode.

treten als ziemlich starke Stämme zwischen dem Muskelgewebe der Zunge ein und heften sich in ihrem weiteren Verlaufe an das interstitielle Bindegewebe. Die anfangs starken Stämme bestehen nur aus markhaltigen Nervenfasern und dringen, nach vielfachen Teilungen und Verzweigungen, gegen die Zungenoberfläche vor. Nahe der Schleimhaut vereinigen sich die Nervenäste zu einem weitmaschigen Netze von markhaltigen Nervenfasern. Im Verlaufe werden die Nervennetze durch Zuzug von Nervenfasern aus kleinen, daselbst ziemlich zahlreich eingestreuten multipolaren Ganglienzellen verstärkt. Aus dem auf diese Weise gebildeten primären Nervenplexus (Fig. 302) treten einzelne, marklose Nervenfasern hervor, welche wieder ein dichtes Netz, einen sekundären Plexus bilden; im Verlaufe enthält der sekundäre Plexus zahlreiche Ganglienzellengruppen, ja sogar einzelne Ganglien und wird in seinem Fasergehalte durch einen Zuzug an Nervenfasern aus demselben beträchtlich vermehrt. Je mehr nun der sekundäre Nervenplexus gegen die Zungenoberfläche vortritt, um so zahlreicher werden dessen Fasern und um so mehr tritt das Bindegewebe als Grundgewebe zurück, indem es durch das Nervengewebe einen Ersatz findet. Nun ist das Verhalten des nervösen Endplexus und des subepithelialen Gewebes verschieden, je nachdem derselbe gegen die Geschmacksknospenregion, sei es der Papillen oder des Mayerschen Organes, oder gegen die Schleimhaut hinzieht.



Fig. 302. Umwallte Papille vom Schweine. Goldchlorid-Behandlung. (Original.)

In der Geschmacksknospenregion tritt eine eigene Modifikation des subepithelialen Gewebes auf, indem sich eine bedeutende Kernvermehrung geltend macht, welche ihre Entstehung einem Gewebe verdankt, das sich ähnlich wie die Gliasschichte des Rückenmarks verhält und die faserige Struktur des Bindegewebes mehr in den Hintergrund tritt, was wohl Krause die Veranlassung gab, diese Schicht mit dem Namen „Geschmackskörnerschicht" zu bezeichnen. Gegen diese Auffassung wenden sich Retzius, Kölliker und Lenhossèk, welche nur von einer Stützsubstanz sprechen. — Das subepitheliale Gewebe der übrigen Zungenschleimhaut weist nur ein dichtes Netz von marklosen Nervenfasern und elastischen Bündeln auf, ohne dafs eine besondere Kernvermehrung des Grundgewebes stattfindet.

Aus den sekundären marklosen Nervengeflechten (dem Endplexus) treten in der Geschmacksbecherregion ganze Bündel von marklosen Nervenfasern hervor, die einer Mähne ähnlich gegen den Grund des Geschmacksbechers vordringen und sich in demselben verlieren. Jede Geschmacksknospe steht also durch ein Bündel markloser Nervenfasern mit dem subepithelialen Endplexus in Verbindung. Die Fasern der Bündel sind varikös oder perlschnurartig und schmiegen sich dem Grunde des Geschmacksbechers an und dringen oft zu breiten Bündeln vereinigt in demselben ein. Das weitere Schicksal der eingedrungenen marklosen Nervenstämmchen und die eigentliche Nervenendigung im Schmeckbecher selbst läfst sich nicht verfolgen, da die Zellen der Geschmacksknospe dieselbe dunkelviolette Farbe durch die Goldchlorid-Tinktion annehmen wie die marklosen Nervenfasern. Die meisten

Autoren lassen die terminalen Nervenfasern nur in geringer Zahl an die Becher herantreten, während sich der gröfsere, übrige Teil im Schleimhautgewebe der becherfreien Region verliert. Zirkum- und intragemmale Nerven einerseits und interepitheliale und intergemmale Nervenenden anderseits.

Die intergemmalen Nervenendfasern entsprechen dem freien Ende der Nerven im Epithel überhaupt. Es sind dies varikös erweiterte Fäserchen, oft nur verzweigt, oft mit einem terminalen Köpfchen versehen, welche bis zur Oberfläche des Epithels heranragen und zwischen den Epithelien enden. Sie sollen auch Geschmacksempfindungen auslösen, jedoch wird ihnen mehr die Tätigkeit von sekretorischen Nerven zugesprochen, indem sie gröfstenteils zu den in den Gräben mündenden Drüsen hinziehen.

Die intragemmalen Nerven, die eigentlichen Geschmacksnerven, treten in der Zahl von 2—5 aus dem subepithelialen Netze hervor und dringen im Bogen in die Knospen ein. Sie verästeln sich in Form eines die Zellen der Knospen umspannenden Netzes, welches bis an den Geschmacksporus reicht. Je nach dem Verhalten zur Geschmacksknospe zerfallen sie in intragemmale und zirkumgemmale Nerven. Erstere verzweigen sich zahlreich um die Stiftchenzellen, an welche sie sich als variköse Fasern **nur anlegen** und mit feinen Köpfchen endigen. Die zirkumgemmalen Nerven dagegen treten näher an die Stützzellen der Knospen heran und endigen ebenso varikös zwischen denselben. Oft stehen beide Nervenzüge durch bogenförmige Anastomosen in Verbindung. Die von Musterle angeführten terminalen Nervenzellen, welche sich durch die Golgische Methode schwarz färben, halte ich für zugrunde gehende (fettig-körnig entartete) Stiftchen und Stützzellen.

An den keine Geschmacksbecher enthaltenden Zungenpartien treten nur marklose Bündelchen aus dem Endplexus hervor und dringen durch das Bindegewebe senkrecht nach aufwärts in die sukkulente Zellenschicht des Zungenepithels, um hier ein drittes, aus sehr spärlichen Maschen bestehendes, definitives Endnetz zu bilden. Erst aus dem tertiären Nervenplexus oder dem definitiven Endnetze treten die eigentlichen Nervenendigungen in Form kleiner, wiederholt durch Anschwellungen unterbrochener Nervenstämmchen hervor, um dann mit einer verschiedenartig gestalteten Endverdickung zwischen den Zellen der mittleren Schicht des Zungenepithels zu endigen. Die terminalen Verdickungen der marklosen Nervenstämmchen sind in den weitaus meisten Fällen lanzettförmig gestaltet; oft jedoch erscheint das Nervenende in Form eines kleinen Kolbens oder auch als eine sichelförmig gekrümmte Anschwellung.

Literatur. Mayer, Monographie über Geschmacksorgane. 1842. — Schwalbe, Morphologische Arbeiten. Bd. VII. — Derselbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1883. — Rosenberg, Sitzungsbericht der k. k. Akademie der Wissenschaften. Wien 1886. — A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Auflage enthält die Literatur bis 1896. — Marinescu, Archiv für Anatomie u. Physiologie. 1891. — Lenhossèk, Würzburger Verhandlungen. Bd. XXVII. 1893. — A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen v. Ebner. VI. Aufl., 1902 enthält die gesamte Literatur bis 1902. — Stahr, Anatom. Anzeiger, Bd. 21, S. 354. 1903. — Musterle, Inaug.-Diss. Berlin 1904.



2. Das Geruchsorgan.

Das Geruchsorgan gehört in die Gruppe der reinen Sinnesorgane, weil auf die Nervenendapparate desselben nur aromatische Stoffe spezifisch erregend einwirken und das Riechen veranlassen können; ein Tastvermögen oder eine Empfindung im gewöhnlichen Sinne des Wortes wird von dem Endapparate des Geruchssinnes nicht aufgenommen. Das nervöse Zentralorgan der Geruchssinnes findet in dem Riechnerven (Nervus olfactorius) seinen Vertreter; derselbe mufs, begründet durch die Entwicklungsgeschichte, als eine direkte Fortsetzung des Gehirnes, gerade so wie der Seh- und Hörnerv betrachtet werden und wäre daher richtiger mit dem Namen „Riechkolben" zu bezeichnen. Der leitende Teil des Geruchssinnes wird durch zahlreiche, von der unteren Fläche des Riechkolbens ausgehende, marklose Nervenfasern dargestellt, die sich nach Durchbohrung der Hirnhäute, durch die Siebbeinlöcher in die Nasenhöhle vordringend, zur Schleimhaut begeben, um in der Riechgegend der Schneiderschen Membran ihr peripheres Ende zu finden; ein gröfserer Zweig der zahlreichen Riechnervenfasern dringt seitlich vom Pflugscharbeine in den Stenonianischen Kanal und läfst sich bis in das Jacobsohnsche Organ (Balogh) verfolgen. Der periphere Teil des Geruchsorganes ist durch die vordere oder obere, als Riechregion bezeichnete Partie der Nasenschleimhaut vertreten.

Schon bei den Medusen und den Cephalopoden finden sich flimmernde Gruben in der Nähe der Atmungsorgane vor, welche als Organe des Geruchs gedeutet werden. Das sog. Osphradium der Mollusken zwei kleine Epithelialanschwellungen versehen mit Flimmerhaaren am Grunde der Kiemen gelagert, versorgt von den Nerven des Visceralganglions, sind unzweifelhaft Geruchsorgane. Ähnliche Gebilde, sog. Geruchsgrübchen, treffen wir bei den Cephalopoden hinter den Augen. Bei den Arthropoden wird dieses Sinnesorgan durch verschiedene Einrichtungen vermittelt; als „Geruchskegel" bei den Insekten an den Antennen an den Kiefertastern; als „Riechstiftchen" und „Riechhärchen" an den Fühlern der Crustaceen, endlich als „leierförmige Organe" in der Haut der Arachniden.

Bei den Vertebraten treffen wir die unpaare Nasenhöhle der Cyclostomen und die paarigen „Riechgruben" der übrigen Fische an. In der Schleimhaut dieser über der Mundöffnung gelagerten Gruben sind Geruchsendapparate untergebracht, und zwar bei sämtlichen wasseratmenden Tieren Gebilde, vollkommen ähnlich den „Geschmacksknospen"; bei luftatmenden Amphibien, bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln sog. „Riechsäckchen", offene Geschmacksknospen. Erst bei den Säugetieren wird durch den Schwund der die Epithelialknospen verbindenden Teilchen ein kontinuierliches Sinnesorgan geschaffen.

Das Geruchsorgan der Säugetiere gliedert sich in den zentralen Teil, den sog. Riechkolben, und in den peripheren Teil, die Riechschleimhaut.

I. **Der Riechkolben,** Geruchskolben, Riechnerv (Nervus olfactorius). Der Riechkolben entspringt als Tractus olfactorius mit drei ungleichen Wurzeln; die laterale oder die lange Wurzel stammt aus einer Hirnwindung des oberen Gehirnlappens, welcher seitlich über den dreieckigen Hügel (Gyrus hippocampi) gelagert ist. Während bis zur Mitte des dreieckigen Hügels die graue Substanz nach aufsen

liegt, ist im weiteren Verlaufe die weiſse Substanz nach auſsen und die graue Substanz nach innen gelagert. — Die mediale, kurze Wurzel entspringt aus einer Windung des unteren Lappens und wendet sich um den Riechhügel herum. — Die mittlere oder die kürzeste Wurzel entspringt ebenfalls vom unteren Gehirnlappen und ist von dem Riechkolben bedeckt. An der Vereinigung sämtlicher Wurzeln des Riechkolbens entsteht jederseits am unteren Hirnlappen eine kolbenförmige Anschwellung, der eigentliche Riechkolben oder Geruchskolben; derselbe besteht der Hauptmasse nach aus grauer Gehirnsubstanz, ist in einer Rinne des Vorderlappens eingelagert und füllt nach unten die Siebbeingruppe aus. Es nehmen daselbst zahlreiche, marklose Nervenfasern ihren Ursprung.

Sowohl Gestalt als auch Gröſse des Bulbus olfactorius variieren bei den verschiedenen Haustieren nur sehr wenig. Das Pferd besitzt einen sehr groſsen, nahezu wagerecht gestellten, mit der Siebbeinplatte etwas inniger verbundenen Geruchskolben, welcher nach der Herausnahme des Gehirnes immer an der Siebbeinplatte haften bleibt und im Tractus olfactorius zerrissen wird; die Lagerung desselben ist eine etwas schiefe von auſsen nach innen. Die Wiederkäuer weisen einen an der Oberfläche etwas pigmentierten Bulbus auf; es sind besonders bei den Schafen an der Oberfläche des Riechkolbens sehr schöne Pigmentflecke zu sehen. Die Fleischfresser besitzen einen sehr groſsen Bulbus olfactorius, welcher in schiefer Richtung von hinten, unten und auſsen nach vorn, oben und innen an die Siebbeinplatte angelagert erscheint; entsprechend der schiefen Lagerung tritt der Tractus olfactorius unter einem Winkel, nahezu in der Mitte des oberen Randes, in den Bulbus ein.

An einem Querschnitte in frontaler Richtung durch den Riechkolben des Pferdes geführt, präsentiert sich im Zentrum desselben eine ziemlich grosse Höhle; dieselbe stellt ein dreischenkeliges Dreieck dar, dessen Spitze gegen die Siebbeinplatte und dessen Basis gegen den Gehirnlappen gelagert erscheint; die dreieckige Höhle liegt etwas exzentrisch nach oben, so daſs die obere Begrenzungswand die dünnste, die innere und äuſsere dagegen als mächtige Schichten erscheinen. An der Basis des Kolbens, und zwar an der Siebbeinplatte anliegend, ist eine schwammartige Schicht dem Bulbus aufgelagert und läſst sich von demselben samt der harten Hirnhaut leichter abtrennen, obwohl dann an der unteren Bulbusfläche kleine Höhlungen und Vertiefungen zurückbleiben.

Die ziemlich groſse, dreieckige Höhle des Riechkolbens wird von einer hellen, dünnen Schicht begrenzt, die einen gegen das Lumen der Höhle gerichteten, mit arkadenartigen Hervorwölbungen versehenen Saum aufweist; diese innerste als Saumschicht zu bezeichnende Partie des Riechkolbens ist an ihrer gegen die Höhle zu gerichteten freien Oberfläche mit einem zierlichen, einschichtigen Flimmerepithel überzogen, dessen groſskernige Zellen mit ihrem basalen Fortsatze in das Innere der Saumschicht auf weitere Strecken eindringen. Die Saumschicht, dem Ependyma der Gehirnkammern vergleichbar, ist nicht an allen Partien der Bulbushöhle in gleich dicker Lage zugegen: denn, während dieselbe an den Schenkeln des Dreieckes nur einen dünnen Beleg darstellt und nur wenige hügelartige Hervorragungen bildet, sind die Winkel des Dreiecks, und zwar besonders jene der Basis, mit papillenartigen Verdickungen und

Wucherungen des Ependyms versehen. Das Grundgewebe der Saumschicht besteht aus einer der Neuroglia der grauen Gehirnsubstanz vergleichbaren Grundmasse und stellt ein feinfaseriges Geflechtwerk dar; in den Kreuzungspunkten der zarten Fäserchen des Geflechtes tritt eine feinkörnige, granulierte Masse auf, wodurch dem Grundgewebe der Saumschicht eine gleichmäfsige, dem Protoplasma der Zellen ähnliche Beschaffenheit verliehen wird. In der Grundsubstanz treten noch hier und da gröfsere, runde, den Lymphkörperchen ähnliche Zellen auf; gröfsere und kleinere Gefäfse, in den deutlich sichtbaren Lymphräumen eingeschlossen, sind sowohl im Querschnitte als auch der Länge nach verlaufend anzutreffen. — An die Saumschicht schliefst sich nach aufsen eine sehr dicke Partie des Bulbusgewebes an, die vollständig der grauen Substanz der Gehirnrinde zu vergleichen wäre; dieselbe bildet mehrere Schichten; von innen nach aufsen lagert zunächst der Saumschicht eine grobkörnige Partie an; sie besteht aus einer granulierten Grundmasse, die mit Lymphkörperchen dichtgedrängt ausgefüllt erscheint; hier und da ziehen, radienförmig von der Bulbushöhle feine Bindegewebsfaserzüge, kleine Blutgefäfse und Kapillaren einschliefsend, gegen die Oberfläche des Riechkolbens. An die als „Körnerschicht“ zu bezeichnende Partie der Bulbusrinde schliefst sich nach aufsen zu eine dickere, graue Lage an, für welche der Name „Ganglienzellenschicht“ zutreffen würde. Sie stellt ein sehr feinkörniges Grundgewebe von der eigentlichen Beschaffenheit der Neuroglia dar; in demselben aufgenommen, befinden sich aufser den Lymphzellen noch gröfsere und kleinere, dem Gliagewebe der Gehirnrinde und den Ganglienzellen ähnliche Gebilde vor. Die kleineren, gliaähnlichen Zellen sind von runder Form und zeichnen sich durch einen verhältnismäfsig grofsen, mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehenen Kern aus, das Protoplasma der Zellen ist nahezu kugelig gestaltet und besitzt einen gegen die Peripherie des Bulbus gerichteten, oft verzweigten Fortsatz, welcher mit ähnlichen anderen Zellen scheinbar in Verbindung tritt. Die eigentümlichen, nur mit einem verzweigten Fortsatze versehenen Zellen verleihen infolge ihrer gleichmäfsigen Lage dieser Bulbusschicht ein radiär-faseriges Ansehen und erinnern in der Beziehung an die Pyramidenzellenschicht der grauen Gehirnsubstanz. Die gröfseren Zellen gleichen in allem den gewöhnlichen Ganglienzellen und besitzen dementsprechend mehrere Fortsätze; auch kleinere Pigmentkörnchen sind hier und da im Protoplasma zu kleinen Häufchen angesammelt anzutreffen. — Auf die Ganglienzellenschicht der Bulbuswand folgt die letzte, den Riechkolben nach aufsen zu begrenzende Schicht, welche ich als „feinkörnige Schicht“ bezeichnen möchte; sie besteht im wesentlichen aus einer feinkörnigen Neuroglia; in derselben verlaufen feine Bindegewebszüge und zahlreiche Kapillaren radiär gegen die Bulbushöhle; das Gewebe selbst ist in einer mächtigen Schicht vorhanden und erscheint in ihrem peripheren Teile viel dichter zusammengefügt als gegen die Ganglienzellenschicht; die feinkörnige Schicht enthält aufserdem nur wenig Lymphkörperchen und fast gar keine Ganglienzellen, ebenso fehlen die marklosen Nervenfasern, und es hat den Anschein, als ob diese Schicht nur aus Neurogliagewebe und einzelnen Körnern gebildet würde, in dieser Beziehung aber der Schicht der zerstreuten Körperchen des Rindenteiles (Meynert) zu vergleichen wäre. Die Bulbusoberfläche zeigt analog der

grauen Hirnrinde seichte Vertiefungen und dementsprechende Erhabenheiten, welche den Windungen des Kleinhirnes analog sind; in den Vertiefungen dringen die Gewebe der weichen Hirnhaut in das Bulbusgewebe ein.

An den eigentlichen Riechkolben legt sich nach unten, gegen die Siebbeinplatte zu, eine eigentümliche, schwammartig gestaltete Masse in Form einer halbmondförmigen Schicht von ziemlicher Mächtigkeit an. Im wesentlichen besteht diese als „Faserschicht des Riechkolbens“ zu bezeichnende Partie aus einer bindegewebigen und aus einer nervösen Fasersubstanz; sie ist es, die das Fasergewebe oder die weifse Substanz des Geruchskolbens darstellt, und doch wird sie in den meisten Lehrbüchern fälschlich als die graue Substanz des Bulbus geschildert. Die Faserschicht des Riechkolbens stellt eine schwammartige Masse dar, bildet ein höchst kompliziertes Netzwerk von marklosen oder grauen Nervenfasern und dient den zahlreichen Riechnerven als Ursprungsgebiet.

Die bindegewebige Grundlage der faserigen Substanz des Riechkolbens stammt zum Teile aus der Neuroglia der Bulbusschichten, zum Teile jedoch aus den Bindegewebshüllen des Riechkolbens. Durch den innigen Zusammenhang mit den stärkeren Bulbushüllen ist es erklärlich, dafs die gesamte faserige Substanz bei einer Präparation der Bulbushäute an den letzteren haften bleibt und von der grauen Rinde des Riechkolbens abgerissen wird, so dafs in letzterem nur Vertiefungen und Unebenheiten zurückbleiben. Das Bindegewebsnetz beginnt schon in der letzten als feinkörnigen Schicht bezeichneten Lage des Riechkolbens und geht von den dort geschilderten, radiären Bindegewebszügen aus; die Bindegewebszüge erweitern sich trichterförmig, die feinfaserige Substanz derselben entwickelt sich zu einem in Zügen angeordneten, welligen Bindegewebe, und nun tritt auch ein zierliches, aus Arterien gebildetes Wundernetz in den Balken des Bindegewebes auf, welches rechteckige Maschen darstellt und in dieser Beziehung mit den Kapillaren des Muskelgewebes übereinstimmt. Die Bindegewebsbalken und die in denselben eingeschlossenen Gefäfse verzweigen sich vielfach und stehen wieder vielfach in Verbindung untereinander, so dafs zahlreiche Maschenräume von verschiedener Gestalt gebildet werden. — Die Bindegewebszüge, welche aus den Bulbushüllen stammen, und zwar jener, die an der Lamina cribrosa des Siebbeines aufliegen, treten in Form zarter Scheidewände in das schwammige Gewebe ein und begrenzen gröfsere, am Querschnitte halbmondförmig gestaltete Räume. In dem auf diese Weise hergestellten Maschenwerke von fibrillärem Bindegewebe liegen marklose Nervenfasern zu gröfseren und kleineren Bündeln vereinigt, welche wieder analog dem Bindegewebsgefäfsgerüste ein Geflecht untereinander formieren. An einem Querschnitte der faserigen Substanz des Riechkolbens sind sowohl der Länge als auch der Quere nach verlaufende Nervenbündel wahrnehmbar. Das Nervengeflecht der faserigen Bulbussubstanz beginnt ebenfalls mit kleinen Wurzeln schon in der feinkörnigen Schicht des Riechkolbens, wird dann zu einem Netze, welches sich allmählich verdichtet und auf der Siebbeinplatte selbst ein unaufwirrbares System von Längs- und Querzügen bindegewebiger und nervöser Natur darstellt.

Der Bulbus olfactorius wird demnach aus zwei verschiedenen

Substanzen, eine der grauen und eine der weifsen Gehirnmasse entsprechenden Substanz zusammengesetzt. 1. Die der grauen Hirnrinde entsprechende Substanz umgibt in vier Schichten die Bulbushöhle und stellt so deren Wand dar. Von aufsen nach innen lassen sich folgende scharf begrenzte Schichten unterscheiden: Feinkörnige Schicht, Ganglienzellenschicht, grobe Körnerschicht und die Saumschicht. 2. Die zweite, den Riechkolben begrenzende, der weifsen Gehirnmasse entsprechende Substanz besteht aus einem Nervenfasergeflechte, welches als ein akzessorisches Organ an der unteren Fläche des Bulbus anliegt und den Geruchsnerven als Ursprungsstelle dient.

Der Riechkolben der Fleischfresser unterscheidet sich insofern von jenem der Pflanzenfresser, als die Nervenfaserschicht jene dem Bulbus der Pflanzenfresser anliegende netzförmige Substanz, den ganzen Riechkolben umgibt und nur an der Siebbeinplatte in einer etwas stärkeren Lage auftritt. Die im Inneren des Kolbens enthaltene Höhle ist quergestellt und wird ebenfalls von vier Schichten begrenzt. Die Saumschicht besteht aus einem sehr hinfälligen, einschichtigen Flimmerepithel und stöfst also gleich an die grobe Körnerschicht an, welche den gröfsten Teil der Bulbuswand ausmacht und in zwei deutliche Lagen getrennt werden kann. Die innere Lage der groben Körnerschicht stellt nur eine Verstärkung der Saumschicht dar und besteht aus einer feinkörnigen Neuroglia, die mit zahlreichen, jedoch unregelmäfsig abgelagerten Lymphkörperchen durchsetzt ist. Die äufsere, bedeutend mächtigere Lage der groben Körnerschicht enthält dieselben Bestandteile, nur sind sie in Schichten abgelagert, und zwar wechselt je eine Neuroglia mit einer Körnerschicht ab; die Schichtung ist eine gegen die Bulbushöhle konzentrische und prägt sich am schönsten in den periphersten Lagen der groben Körnerschicht aus; die letzte Lage dieser Schicht besteht aus dicht gehäuften Lymphzellen. Unmittelbar an die peripherste Lage der Körnerschicht schliefst sich die Ganglienzellenschicht an; sie besteht aus einer faserig körnigen Neuroglia und aus spindelförmigen, jedoch verzweigten Ganglienzellen. Die Neuroglia zeigt ein sehr feines Netzwerk von Fasern, die Grundsubstanz darstellend und stärkere, radiär verlaufende, marklose Nervenfasern, welche aus den Ganglienzellen entstehen und gegen die Peripherie des Kolbens hinziehen. Die Ganglienzellen sind spindelförmig gestaltet und liegen mit ihrer Längenachse senkrecht gegen das Zentrum des Kolbens auf der letzten Lage der groben Körnerschicht auf, so dafs die eine Spitze der spindelförmigen Zelle noch in die letzte Lymphzellenlage hineinragt. Überhaupt sind die Ganglienzellen an der letzten Lage der Körnerschicht angehäuft und umgeben dieselbe in Form eines Kranzes. Von dem gegen die Peripherie gerichteten Ende der Ganglienzellen entspringen mehrere, sehr lange Fortsätze, welche den übrigen Teil der Neuroglia durchziehen und die radiär gestellten, marklosen Nervenfasern darstellen. Zahlreiche gröfsere Blutgefäfse und ein Maschenwerk von Kapillaren ergänzen die Ganglienzellenschicht. An die Ganglienzellenschicht reiht sich eine nur schmale, feinkörnige Schicht an, dieselbe strahlt in die dem Bulbus allenthalben anliegende, faserige Schicht oder dem eigentümlichen Maschenwerke ein. — Das Maschenwerk oder die Faserschicht des Riechkolbens ist an der Siebbeinplatte am mächtigsten und weicht in bezug auf den feineren Bau von jenem des Pferdes nicht ab.

II. **Die Riechschleimhaut.** Die Schleimhaut der Nasenhöhle oder die Schneidersche Membran zerfällt in zwei morphologisch verschiedene Abschnitte, in einen Respirationsteil (Regio respiratoria) und in einen Riechteil (Regio olfactoria).

Erstere kleidet den vorderen Teil der Nasenhöhle aus und zeichnet sich durch eine hellrosenrote Farbe aus; die Schleimhaut der Regio olfactoria nimmt den oberen hinteren, kleineren Teil der Nasenhöhle ein und zeichnet sich durch eine von der Respirationsschleimhaut verschiedenartige Färbung aus. Von den Haustieren besitzen das Pferd und das Rind eine gelbliche, das Schaf eine ockergelbe, die Ziege eine schwarze, das Schwein eine braune, der Hund und die Katze eine graue Schleimhaut der Riechgegend. Nebst der Färbung der beiden Schleimhautarten ist der Unterschied zwischen der Riech- und der Respirationsschleimhaut noch in anderen wesentlichen Merkmalen begründet. So stellt die Schleimhaut der Regio olfactoria eine bedeutend dickere Membran dar und ist mit einem einschichtigen Epithel bekleidet, welches Pigmentkörner und eigentümlich gestaltete Zellen (Riechzellen) aufweist und aufserdem noch die Bowmanschen Drüsen beherbergt. Die Schleimhaut der Regio respiratoria besitzt nur ein zartes Flimmerepithel mit pigmentfreien Zellen und enthält zahlreiche Schleimdrüsen. Die Grenze zwischen Regio olfactoria und respiratoria ist keine scharfe, sondern eine zackenförmige; mitunter bleiben kleinere Inseln der Riechschleimhaut in der Regio respiratoria zurück, wie umgekehrt solche des Atmungstraktes in der Regio olfactoria angetroffen werden.

Die Riechschleimhaut zerfällt in das eigentliche Schleimhautgewebe, in den Epithelialüberzug und in den eigentümlichen, terminalen Teil des Geruchsorganes.

1. Die Schleimhaut der Regio olfactoria (Fig. 303) besteht aus einem lockeren Gefüge von netzförmig angeordneten Bindegewebsbälkchen; dieselben bilden unmittelbar unterhalb des Epithels ein sehr dichtes, ungemein kernreiches Gefüge und senden überdies hier und da noch kleine, unregelmäfsige, sehr zarte Papillen gegen das Epithel vor; der gröfsere Teil des subepithelialen Bindegewebes begrenzt sich scharf geradlinig gegen das Riechepithel. In den mittleren Partien enthält die Riechschleimhaut ein zu Strängen angeordnetes, derberes Bindegewebe, welches gröfsere und kleinere, unregelmäfsig gestaltete Bluträume begrenzt, demnach ein kavernöses Gewebe darstellt. Dicht an diesen Räumen ist das Bindegewebe sehr feingefügig, wodurch eine Art Grenzschicht um die Bluträume zustande kommt. Die tieferen Partien der Riechschleimhaut bilden ein mehr grobfaseriges Gefüge; es schmiegt sich dasselbe je nachdem als Periost oder als Perichondrium an den Knochen oder an den Knorpel an. Eingebettet in dem Bindegewebe der Riechschleimhaut befinden sich neben Nerven und Lymphbahnen noch eigentümliche, pigmentierte Schlauchdrüsen, die sogen. Bowmanschen Drüsen der Regio olfactoria vor. Sie zeigen eine gelbliche Färbung, und sie sind es auch, welche der Riechschleimhaut die charakteristische Färbung verleihen. Die Bowmanschen Drüsen sind rein schlauchförmig gestaltet und reichen in Form kleiner Keile, mit dem dünneren Ende zwischen den Epithelzellen steckend, bis zur mittleren, wohl aber auch bis zur tiefsten Schicht der Riechschleimhaut und biegen, daselbst angelangt, wie aus Raummangel um. In den rein schlauchförmigen, nach unten zu abgerundet und etwas verdickt endigenden Drüsen befindet sich eine einzige Zellenschicht; im Protoplasma der einzelnen Zellen ist körniges Pigment

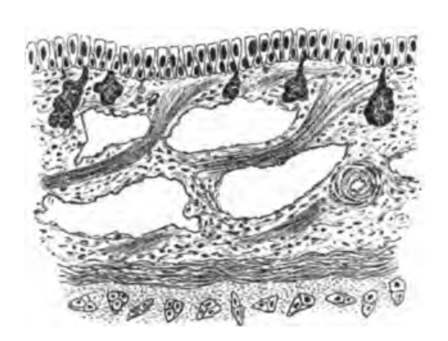


Fig. 303. Querschnitt durch die Nasenschleimhaut des Pferdes. (Original.)

angehäuft; nur am Grunde der Drüse finden sich pigmentlose, oft halbmondförmige Zellen.

2. **Das Epithel** (Riechepithel). Der bedeutend dickere Epithelialüberzug der Regio olfactoria beträgt im Durchmesser 100—120 μ, während die Epithelialschicht der Regio respiratoria in demselben Durchmesser nur 40—80 μ ausmacht. Dem Epithel der Regio olfactoria fehlen die Flimmerzellen. Eigentümlich ist die Art der Kernverteilung in den Zellen des Epithelialüberzuges, das erste Drittel desselben ist kernlos und hebt sich als ein lichter, etwas gestreifter Saum ab; die zwei unteren Teile des Epithels sind dicht mit Kernen ausgefüllt; innerhalb der untersten Partie ist wieder eine Zone mit schönen, ovalen Kernen ausgestattet. Der Epithelialüberzug besitzt nach aufsen, also an der Oberfläche des Riechepithels, eine glashelle, strukturlose Membran, die Membrana limitans s. Reticularis olfactoria. Diese Membran soll nach Brunn durchlöchert sein, durch welche die Riechzellenfortsätze hindurchtreten, so dafs nur diese mit der Luft in Berührung treten können. Das Riechepithel besteht aus drei Zellenarten; zwei derselben sind langgestreckt und reichen durch die ganze Dicke des Epithels, sie führen die Namen Stützzellen und Riechzellen. Eine dritte Zellenform liegt an der Basis der langen Zellen und wird mit dem Namen Ersatz- oder Basalzellen bezeichnet.

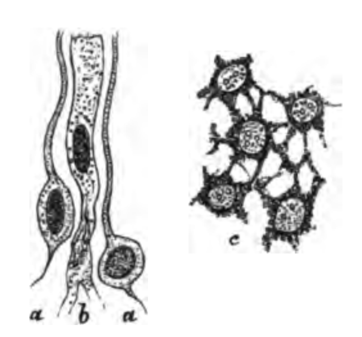


Fig. 304. Epithel aus der Riechregion. *a* Sinneszellen. *b* Stützzellen. *c* Basalzellen. (Original.)

a) Die Stützzellen (Epithelzellen, Flimmerzellen). (Fig. 304 b.) Es sind langgestreckte, zylindrische Zellen mit einem ziemlich grofsen, ovalen, im oberen Drittel gelegenen Kerne. Das Protoplasma ist feinkörnig und weist zwei Fortsätze auf; der periphere, gegen die Oberfläche der Riechschleimhaut gerichtete, bedeutend kürzere ist stäbchenförmig, gleichmäfsig dick und körnerreich; das freie Ende des Fortsatzes ist wie abgestutzt, eben und steht mit der Membrana limitans im Zusammenhange, so dafs an Zupfpräparaten ganze Zellenreihen mit ihrem oberen Ende im Zusammenhange bleiben und sich sogar aufrollen. Der untere oder zentrale, gegen das Bindegewebe gerichtete Fortsatz der Stützzelle ist dünn, sehr lang und am Ende gabelig gespalten; in der Regel ist dieser Fortsatz auch plattgedrückt und zeigt zahlreiche Kanten und Höhlungen, Buchten und Nischen, welche zur Aufnahme der Riechzellenkörper dienen. Der gabelig gespaltene, zentrale Fortsatz steht mit benachbarten, ähnlichen Fortsätzen in Verbindung, wodurch ein zartes Protoplasmanetz gebildet wird; überdies enthalten die Balken dieses Netzes noch feine Körnchen von gelbem Pigment. — Die Stützzellen sind bei allen Haustieren gleich gestaltet.

b) Die Riechzellen (Sinnes- oder Stäbchenzellen, spindelförmige Körper). Sie bestehen aus einem rund-ovalen Mittelstück, einem in der Regel längeren, peripheren und einem kürzeren, zentralen Fortsatze. Das Mittelstück der Riechzelle ist vollständig von einem kugeligen Kerne ausgefüllt, und es erübrigt nur eine schmale Zone am peripheren Teile von

dem feinkörnigen Protoplasma. Der periphere Fortsatz entspringt genau vom oberen Kernpol, verläuft dann als zylindrischer schmaler Protoplasmaausläufer zwischen den peripheren Fortsätzen zweier Stützzellen bis zur Limitans, durchbohrt dieselbe und trägt an der Spitze ein feines, hellglänzendes Härchen, das Riechhaar, welches nach Krause und Brunn eigene Bewegungen ausführen soll und als verhorntes Protoplasma aufgefafst wird. Nur ausnahmsweise besitzt der periphere Fortsatz einzelne Varikositäten und zeigt dann ein perlschnurartiges Aussehen. — Der zentrale Fortsatz ist gegen das Bindgewebe der Riechschleimhaut gerichtet, er bildet einen viel dünneren, in der Regel auch kürzeren Ausläufer des Zellenprotoplasmas und geht vom unteren Kernpol aus. In seinem Verlaufe zeigt der zentrale Fortsatz kleine, rosenkranzartige Anschwellungen, welche eine Ähnlichkeit mit den Anschwellungen der elementaren Nervenfibrillen besitzen. Öfters trifft man Riechzellen, welche mit zwei Mittelstücken und demnach auch mit zwei Kernen versehen sind (Ziege), wobei dann dieselben durch eine fadenförmige Protoplasmabrücke im Zusammenhange stehen. Eigentliche Riechcilien, wie sie von Ranvier beschrieben werden, konnte ich bei den Haustieren nicht vorfinden. Die Lagerung der Riechzellen ist eine derartige, dafs ihre Kerne etwas tiefer als jene der Stützzellen zu liegen kommen; sie bilden auch den Hauptbestandteil der Kernschicht des Riechepithels. Immer liegen die Riechzellen kreisförmig um die Stützzelle herum, so dafs eine Stützzelle von sechs und mehr Riechzellen umgeben wird; andererseits bilden wieder je drei Stützzellen eine Nische für eine Riechzelle, welche entschieden in der Minderzahl im Riechepithel vorkommen.

c) Die Ersatzzellen (Basalzellen Ranviers). (Fig. 304c.) Die von den Riech- und Stützzellen an der Basis des Epithels freigelassenen Räume werden durch die Basalzellen ausgefüllt. Die Ersatz- oder Basalzellen sind entschieden sternförmig gestaltet; sie besitzen einen grofsen, etwas ovalen, stark granulierten Kern, gerade so wie die Stützzellen; das feinkörnige Protoplasma endigt in zahlreichen Ausläufern, welche sich untereinander vereinigen und ein feines Netzwerk bilden. Nach Ranvier sind die Basalzellen Elemente sui generis und stehen, wie dies andere Forscher behaupten, mit den Sinneszellen in keinem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhange, sie können demnach nicht als verschiedene Entwicklungsstufen (Schwalbe) einer und derselben Zellenart aufgefafst werden.

d) Die Limitans externa olfactoria stellt eine sehr dünne, glashelle Schicht an dem freien Rande des Riechepithels dar und überzieht das freie Ende der Stützzellen, läfst dabei nur das periphere Ende der Sinneszellen durch eigene Öffnungen hindurchtreten. Die Limitans kommt bei allen Haustieren als eine erstarrte Protoplasmamasse vor.

Abweichungen bei den Haustieren bezüglich des Riechepithels sind, abgesehen von dem höheren oder geringeren Grade der Pigmentierung des zentralen Fortsatzes und des Protoplasmas der Stützzellen, nicht vorhanden, und selbst die Pigmentanhäufung scheint mit dem Alter der Tiere im Zusammenhange zu stehen, so dafs ältere Tiere pigmentreiche Stützzellen aufweisen.

III. Die Nerven der Regio olfactoria. Die Nervenfasern des Olfactorius sind marklos und entspringen an der Basis des Riechkolbens, aus der der Lamina cribrosa anliegenden, eigentümlichen, streifigen Sub-

stanz, welche ein Netzwerk, bestehend aus Neuroglia, aus Blutgefäfsen und aus wirklichen Geflechten markloser Nervenfasern, bildet.

Die Stämme des Olfactorius liegen anfangs dicht dem Knochen an und steigen dann schräg und allmählich in sanften Bögen zur Schleimhautoberfläche. Sämtliche Nerven innerhalb der Schleimhaut sind von einer Perineuralscheide umgeben; diese besteht aus dem eigentlichen Gewebe der Neuroglia am Grunde des Bulbus und entstammt auch teilweise den Gehirnhäuten. Der Verlauf der Nervenzweige in der Schleimhaut geschieht in Bündeln, welche gleich dicken Kränzen angeordnet im Inneren zahlreiche längsovale Kerne, der Längsrichtung des Bündels parallel gelagert, enthalten. Der Olfactorius bildet demnach keine Remakschen Fasern, sondern Nervenbündel oder Nervenprimitivbündel; dieselben unterscheiden sich von den Remakschen Fasern durch ihre gröfsere Breite und durch das Fehlen der Anastomosen. Jeder Strang oder jedes Bündel erscheint am Querschnitte von einer einfachen oder von einer gestreiften Bindegewebshülle umgeben und enthält nebstdem eine Blätterscheide, die im Inneren einen Überzug glatter Zellen besitzt; in den Lücken, welche die Blätterscheide begrenzt, liegen die Querschnitte der Primitivbündel, die wieder so viele kleine Felder aufweisen, als das Bündel Nervenfibrillen enthält. Die Nervenfibrillen selbst sind wieder durch helle Protoplasmaschichten voneinander getrennt. —

Die Stränge des Olfactorius erreichen nach wiederholter Teilung die Oberfläche der Schleimhaut und dringen, in einzelne Primitivbündel zerfallend, durch die verdichtete Grenzschicht zwischen Bindegewebe und Epithel gegen das letztere vor, um sich dann pinselförmig in die einzelnen, oft perlschnurartig gestalteten Endfasern aufzulösen. Bezüglich der eigentlichen Nervenendigung sind die Ansichten verschieden. Nach Schultze, Golgi, Ehrlich u. a. ist der innere Fortsatz der Riechzellen das Verbindungsglied mit der varikösen Endfaser des Olfactorius, welche schräg aus dem Nervenbündel hervortritt und so eine direkte Vereinigung zwischen Sinnesnerv und Sinneszelle vermittelt.

Nach Max Schultze, welcher bezüglich der Nervenendigung ein Schema, gegründet auf Beobachtungen bei Hechten, aufstellt, treten die einzelnen varikösen Endfäserchen des Olfactorius, wie sie nach der pinselförmigen Auflösung des Primitivbündels frei geworden sind, zu den zentralen Fortsätzen der Sinneszellen, die, wie erwähnt wurde, ähnliche variköse Fäserchen darstellen, und verbinden sich mit denselben. Überhaupt unterscheidet Schultze im Riechepithel zweierlei Sinneszellen, die Riechstäbchen und die Riechzapfen. Nachdem die Riechzellen Neuritfortsätze besitzen, werden sie als nervöse Endapparate und zwar als Ganglien angesehen.

Nach Ranvier treten die terminalen Nervenfibrillen durch die Bindegewebsgrenze in das Epithel ein, ziehen durch die Basalzellenschicht durch, biegen oberhalb derselben um und stellen dann ein Geflecht dar, mit welchem die zentralen Fortsätze der Sinneszellen in Verbindung treten.

Nach Exner sollen die terminalen Nervenfibrillen sowohl in die Stütz- als auch in die Sinneszellen eintreten, da nach diesem Autor beide Zellenarten als gleichartig angesehen werden und die Sinneszellen nur Jugendzustände der Stützzellen darstellen sollen. Vor dem Eintritte der Nervenfasern soll es noch zur Bildung eines subepithelialen Nervennetzes kommen.

Nach allen Beobachtungen ist ein direkter Zusammenhang zwischen Sinneszelle und Nervenendfaser derzeit zu vermuten. Degenerationsversuche (Hoffmann, Colasanti und Exner) ergaben widersprechende Resultate.

Literatur. Die Literatur über den Bau des Riechkolbens ist nachzusehen in: Schwalbes Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1883. Neurologie S. 814. — Owsjanikoff, Reicherts und Du Bois-Reymonds Archiv 1860. — Walter, Virchows Archiv, Bd. 22. — Leydig, Vergleichende Histologie. – Frey, Lehrbuch der Histologie. — Kölliker, Gewebelehre. VI. Auflage, Bd. II.

Literatur über den Bau des Geruchsorganes in: Kangro, Dissertation Dorpat. 1884. — Dogiel, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 29. — Schwalbe, Anatomie der Sinnesorgane l. c. Schiefferdecker, Handbuch der Laryngologie. 1896. — Köllikers Handbuch der Gewebelehre v. Ebner. VI. Auflage. — L. Neumayer, Zur Histologie der Nasenschleimhaut. Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 14. Heft. — M. D. Marill, Inervation of the Olfactory Epithelium. Journ. of comp. Neurol. vol. 8. — Della Valle, Ricerche sulle terminazioni nervosi della mucosa olfactiva nei mammiferi adulti. Riersche f. nel Loboratorio di Anatom. norm. di Roma, vol. VIII. 1901. — U. Calamida, Terminazioni nervosi nelle mucose dei seni nasali. Anat. Anz. Bd. 21, S. 455.

X.

Das Gehörorgan.

Von

J. Tereg,

Professor in Hannover.

1. Das äußere und das mittlere Ohr.

Am äufseren Ohre unterscheidet man a) die Ohrmuschel mit ihrem Muskelapparate und dem Schildknorpel, b) den äufseren Gehörgang mit dem Kürafs; am mittleren Ohre a) die Paukenhöhle mit den Gehörknöchelchen und b) die Eustachische Röhre (Tuba Eustachii) mit dem nur bei den Einhufern vorhandenen Luftsacke. Zwischen dem äufseren und mittleren Ohre spannt sich das Trommelfell aus.

a) **Die Ohrmuschel.** Die Grundlage derselben bildet eine gebogene Knorpelplatte, die von dem Integumentum commune überzogen wird. Die Knorpelplatte besteht gröfstenteils aus elastischem Knorpelgewebe mit grofsen, meist dicht gelagerten Zellen; sie enthält aber auch, ähnlich wie beim Menschen*), gröfsere Partien von fibrösem und hyalinem Knorpel; letzteren findet man auch zuweilen inselartig in die Muschel eingesprengt vor. In der Hauptsache endet die Knorpelplatte mit glatten Rändern umgeben vom Perichondrium, welches reich ist an elastischen Fasern; diese treten in den Knorpel ein und bilden schöne und feine Netze zwischen den Knorpelplatten. Die Ränder des Ohrknorpels zeigen stellenweise dicht aufeinanderfolgende kleine Einkerbungen, besonders der Margo aboralis (bei allen Haustieren, am auffälligsten beim Rind und Schwein), und unregelmäfsig verteilte, beim Pferd in der Mittellinie der Muschel in Längsreihen angeordnete rundliche Fissuren, bestimmt zum Durchtritt von Gefäfsen und Nerven**). Die Haut der Muschel zeigt den Bau des Integumentum commune und besitzt wenig Fettgewebe; ihre Subcutis ist, namentlich innen, wenig entwickelt und hier dicht mit dem Perichondrium verschmolzen. An der konkaven Fläche sind die Talgdrüsen stark, die Schweifsdrüsen schwach entwickelt. Am Grunde der Muschel und um den äufseren Gehörgang liegt

*) Tataroff, Arch. Anat. (Physiol.) H. 1. S. 35, 1887.
**) J. Schmidt, Diss. Leipzig. 46 S., 10 Taf. 1902.

ein gröfseres, auch beim magersten Tier nachweisbares Polster von Fettgewebe.

Der Muskelapparat der Muschel besteht aus quergestreifter Muskulatur. Der Schildknorpel baut sich aus elastischem und fibrösem Knorpelgewebe auf und ist von sehnigem Bindegewebe umgeben.

b) **Der äufsere Gehörgang.** Die feste Grundlage desselben setzt sich aus einem knorpeligen und einem knöchernen Teile zusammen. Die knorpelige Partie wird zum Teil vom unteren Muschelende, zum Teil vom Küraſs gebildet. Beide bestehen aus sog. Netzknorpel, in welchem aber zellarme Inseln von hyalinem oder Faserknorpel vorkommen. Der knöcherne Gehörgang ist aus Knochengewebe und dem Periost formiert (Ellenberger, J. Schmidt)*).

Der ganze äuſsere Gehörgang wird von einer kutanen Haut ausgekleidet, deren eventuelle Pigmentierung meist am Porus acusticus externus ebenso wie die Behaarung scharf abgeschnitten aufhört, so daſs die Auskleidung des knöchernen Gehörganges das Aussehen einer fibrösen Haut annimmt, obwohl auch diese Abteilung zur Cutis zu rechnen ist**).

Von den Drüsen, von denen man neben tubulösen, den Schweiſsdrüsen ähnlichen Knäueldrüsen auch acinöse Drüsengruppen vorfindet, fehlen die ersteren dem Hund und der Katze. Da nichtsdestoweniger bei den Carnivoren Absonderung von „Ohrenschmalz“ nachzuweisen ist, hält J. Schmidt***) eine bei allen Haustieren nachzuweisende acinöse, von den gewöhnlichen Talgdrüsen zu unterscheidende Drüsenart für die Hauptproduktionsstätte des Cerumen. Diese kräftig entwickelten und mit spiralig angeordneter, wandständiger, glatter Muskulatur versehenen Drüsen lassen sich zahlreich bereits in den oberflächlicheren Schichten der Innencutis der Ohrmuschel (spez. der Plicae auriculares longitudinales, des Antitragus, der Anthelix) und auch des Tubus nachweisen. Die Zellen der groſsen acinösen Drüsen sind entweder polygonal und verfallen in den zentralen Teilen der Acini der spezifischen Fettmetamorphose (Pferd, Rind, Schaf, Hund, Katze) oder wie beim Schwein ellipsoid resp. durch die im Plasma eingeschlossenen Fetttröpfchen brombeerartig deformiert. Die zwischen den einzelnen Zellen hier vorhandenen Lücken werden durch feingekörnte Massen und kleinste Fetttröpfchen ausgefüllt. Die Ausführungsgänge münden teils direkt in den Haarbalg oder sie endigen mit etwas erweiterter Öffnung auf der Epidermis. Die kleineren acinösen Drüsen, den gewöhnlichen Talgdrüsen entsprechend, sind weniger zahlreich, und zwar im Gebiet der Spitze und des knorpeligen Gehörganges usw. vertreten. Die tubulösen Drüsen zeigen ebenfalls zwischen der Membrana propria und dem Epithel eingeschobene glatte Muskelfasern; das einschichtige, zylindrische (im Sekretionsstadium kubische), mit groſsem Kern versehene Epithel weist in den mit Sekret angefüllten Schläuchen verwischte zentrale Zellgrenzen auf, so daſs eine Mitbeteiligung dieser Knäueldrüsen an der Bildung des Cerumen nicht von der Hand zu weisen ist. Ihre Verteilung variiert insofern, als sie beim Pferd und Schaf in der gesamten Ohrmuschel vorkommen, beim Rind in der Spitze und der Anthelix fehlen, beim Schwein in allen Teilen auſser der An-

*) J. Schmidt, Arch. wiss. prakt. Tierheilk. Berlin, 28, H. 5, S. 511, 1902.
**) J. Tereg, Jahresber. d. Tierarzneisch. Hannover S. 35, 1883/84.
***) J. Schmidt, Berl. Arch. l. c. 521.



thelix (spärlich) und dem Tubus (wie auch bei den übrigen in Betracht kommenden Haustieren zahlreich). Die in der Schwellfalte der Vögel (Haushuhn, Puter, Fasan, Auerhahn) eingelagerten, stark entwickelten tubulösen Drüsen ziehen schräg tympanalwärts. Ihre Länge beträgt 1,4 mm, der Dickendurchmesser 0,2 mm, die sackartig entwickelten sind 0,4 mm lang und breit. Durch einen leichten Druck auf den frischen Gehörgangswulst tritt das Sekret als weifser, milchiger Saft hervor*).

c) **Das Trommelfell.** (Membrana tympani, Myrinx.) Die Form ist bei Wiederkäuern und Carnivoren weniger elliptisch als beim Pferd, beim Schwein fast völlig kreisrund. An demselben kann man von aufsen nach innen drei Hauptschichten unterscheiden: 1. die Dermoidschicht (die laterale Platte), 2. die Membrana propria, 3. die Schleimhautschicht (die mediale Platte). Jede dieser drei Schichten zerfällt wieder in zwei Lamellen, und zwar die Dermoidschicht in Epidermis und Corium; die Membrana propria in die lateral gelegene Radialfaserschicht, deren Fasern von der zentralen Partie des Trommelfells (resp. dem Hammerstielansatze) strahlig nach der Peripherie verlaufen, und die mediale Zirkulärfaserschicht, deren Fasern konzentrische Kreise zum Trommelfellzentrum bilden; die Schleimhautschicht in die Schleimhaut- und Epithellamelle. Die Dermoidschicht ist locker, die Schleimhautschicht fest und innig mit der Membrana propria verbunden. Die beiden Lamellen der letzteren sind leicht voneinander zu trennen.

α) Die Membrana propria [s. fibrosa Henle**)] besteht aus straffen, bindegewebigen, wie angegeben angeordneten Fibrillenbündeln und enthält sehr wenig elastische Elemente. Die meist langgestreckten, spaltförmigen Zwischenräume zwischen den Bündeln sind mit hyaliner Grundsubstanz und je nach ihrer Lagerung im Schnitt bald stern-, bald spindelförmig aussehenden Bindegewebszellen [Trommelfellkörperchen, v. Tröltsch***)] angefüllt. Auch gehen feinste, elastische Fasern, Blutgefäfskapillaren und feine Nervenfasern (S. 396) durch dieselben hindurch. Die Radialbündel sind steif und wenig dehnbar; sie entspringen zum gröfsten Teil aus dem Bindegewebe des Faserknorpels, welcher den Sulcus tympanicus ausfüllt, zum kleineren Teil aus dem Periost des äufseren Gehörganges, inserieren sich sukzessiv an Seitenrand und Spitze des Manubrium mallei und gehen nur in der oberhalb des Processus brevis des Hammers befindlichen Abteilung des Trommelfells bogenförmig (Konkavität dem Rivinischen Ausschnitt des knöchernen Gehörgangs zugewendet) ineinander über, auf diese Weise die Grundlage des unteren Randes der Membrana flaccida [Shrapnell†)] bildend. Die zirkulär verlaufenden Bündel verkürzen sich nach ihrer Loslösung und scheinen also dehnbarer zu sein als die ersteren. Die Radialfaserschicht ist zentralwärts dicker als peripher; die Zirkulärfaserschicht läfst sich wie die radiären Bündel in den Annulus cartilagineus [Sehnenring, Arnold††), Ringwulst, Gerlach†††)] verfolgen, aber die einzelnen Fasern entwickeln sich einzeln und in Abständen voneinander in sehr spitzen Winkeln aus dem Annulus; die abgehenden Fasern summieren sich in ihrem weiteren Verlaufe in der Nähe des Ringes und erlangen dadurch für sich allein eine Mächtigkeit, welche der Summe der übrigen Gewebsbestandteile (Dermoidschicht und Schleimhaut) fast gleichkommt. Gegen die Mitte des Trommelfells nehmen die Zirkulärfasern an Stärke ab. Durch ihre verschiedene Spannung erhält das Trommelfell die Form einer Fläche vierten Grades, bei welcher die dem Processus brevis mallei anliegende Abteilung nach dem Meatus externus, die den Umbo umgebende nach dem Mittelohr vorgewölbt erscheint*†). Die Form bleibt auch nach Entfernung des Hammers erhalten. Die Membrana propria verwächst mit dem Hammergriff, nament-

---

*) G. Schwalbe, Arch. Anat. (Physiol.) S. 42. 1890.

**) J. Henle, Handb. d. Eingeweidelehre [2] 766. 1873.

***) v. Tröltsch, Die Anatomie des Ohres u. ihre Anwendung auf die Praxis, Würzburg 1861; cf. auch Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1858; Lehrb. d. Ohrenheilkunde. 1868.

†) O. Shrapnell, London med. Gaz. 10, 120. 1832.

††) Fr. Arnold, Handb. Anat. 2. 1851.

†††) J. Gerlach, Mikrosk. Studien usw. Erlangen 1858; J. Gruber, Monatsschr. f. Ohrenheilk. Nr. 2. Berlin 1869.

*†) H. Helmholtz, Pflügers Arch. 1, 1. 1868.

lich mit dem Ende desselben, indem die Radialfasern des Trommelfells in das Perichondrium einer an der Kante des Hammergriffs angebrachten Knorpelmasse [J. Gruber*), J. Kessel**)], übergehen. Die Zirkulärfasern verfilzen sich schon vorher mit den Radialfasern, so dafs demnach am Hammergriff die beiden Schichten der Eigenhaut getrennt nicht mehr darzustellen sind. Bei Vögeln (Huhn, Ente, Gans) ist die Zirkulärschicht durch Faserzüge ersetzt, welche von verschiedenen Punkten der Peripherie ausgehen und bogenförmig verlaufend wieder zur Peripherie zurückkehren [Moldenhauer***)].

β) Die laterale Platte des Trommelfells (die Cutisschicht) ist eine Fortsetzung der Haut des äufseren Gehörganges resp. des Integuments und gleicht in ihrem Baue einer papillenfreien, kutanen Schleimhaut. Sie ist sehr dünn und besitzt weder einen Papillarkörper, noch Haare, noch Drüsen. Ihr Epithel ist zwei- bis dreischichtig. Am Manubrium mallei ist die Dermoidplatte etwas verdickt. Das Epithel der Vögel besitzt im embryonalen Zustand (12.—15. Tag) Pigment, das es aber späterhin verliert***).

γ) Die mediale Platte des Trommelfells (Schleimhautschicht) wird durch eine zarte Schleimhaut, welche ein dendritisches Fasergerüst mit kreisförmigen Maschen zur Grundlage hat, dargestellt. Sie ist innen mit einer einfachen Lage platter Epithelzellen belegt und besitzt daselbst, namentlich bei Neugeborenen, an der Peripherie vereinzelte Zotten und warzenförmige Gefäfspapillen. Das Epithel gleicht in hohem Mafse dem Epithel der serösen Höhlen, z. B. dem des Zwerchfells. An dem in den Rivinischen Ausschnitt sich fortsetzenden Abschnitte oberhalb des kurzen Fortsatzes des Hammers liegt die dünne Lage der Dermoidschicht direkt der Schleimhaut an, da die Membrana propria fehlt (Membrana flaccida). Der kurze Fortsatz selbst ist mit einer Knorpellage und einer fibrösen Membran, die mit der Lamina propria zusammenhängt, versehen.

Das Trommelfell hat gewissermafsen zwei Blutgefäfssysteme. Das eine stammt von den Gefäfsen des Gehörganges und versorgt die Dermoidschicht; das andere stammt von den Trommelhöhlengefäfsen und versorgt die Lamina mucosa. Beide anastomosieren untereinander und breiten sich die anastomosierenden Kapillaren zwischen den an und für sich gefäfslosen Radiär- und Zirkulärschichten der Membrana propria aus, sich allenthalben an diese anschmiegend.

Ein Blutgefäfsstämmchen (Art. auricul. profunda) verläuft in der Dermoidschicht mit dem Hammergriff und tritt zum Zentrum des Trommelfells. Von hier aus sendet dasselbe radiäre Äste zu einem peripheren Gefäfskranz, welcher Zweige zur Paukenhöhle abgibt. Die Venen sammeln sich in ein äufseres Ring- und zwei zentrale, am Hammergriff entlanglaufende Gefäfse. Die letzteren umgeben die Arterie und bilden oft, namentlich am Hammergriff, förmliche Geflechte (Venenplexus) um dieselbe. Sie stehen mit den Venen der Trommelhöhle in Verbindung. Die Gefäfse der Schleimhautschicht bilden ein regelmäfsiges Kapillarnetz, welches wesentlich von den Gefäfsen der Paukenhöhle stammt und auch hauptsächlich in die Venen derselben mündet†). Die anastomosierenden Gefäfse des zarten Kapillargebietes der Eigenhaut reifsen beim Abpräparieren der Cutis- und Schleimhautschicht von der Membrana propria ab, so dafs man in der letzteren Spalten und gröfsere Lücken erhält, an deren Wänden die als Trommelfellkörperchen bezeichneten Bindegewebszellen gelagert sind.

Die Lymphgefäfse bilden feinste subepitheliale kapillare Netze in der Dermoid- und Schleimhautschicht (J. Kessel††); in letzterer sind die Netze weitmaschiger und spärlicher. In der Lamina propria sind grofse Lücken (Lymphspalten) mit Endothelbekleidung vorhanden; diese kommunizieren mit dem lateralen und medialen Lymphgefäfsnetz.

Die Nerven verlaufen mit den Arterien und bilden sowohl in der Dermoid- wie in der Schleimhautschicht dichte Netze, von denen man je einen Grund-, einen Gefäfs- und einen subepithelialen Plexus unterscheidet (Kessel†††)). Die am Rete Malpighi liegenden Fasern sind mit Ganglien-

*) J. Gruber, Anat.-physiol. Studien über d. Trommelfell usw. Wien 1867.
**) J. Kessel, Arch. f. Ohrenheilk. 3, H. 4. 1867.
***) W. Moldenhauer, Arch. f. Ohrenheilk. 13, 113. 1878.
†) Prussak, Ber. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1868.
††) J. Kessel, Centralbl. med. Wissensch. Nr. 23/24. 1868.
†††) J. Kessel, l. c.



zellen versehen. — In der Eigenhaut findet sich ein Nervenfasernetz, welches von dem Grundplexus der Dermoidschicht entspringt. Die Nerven der letzteren Schicht stammen vom Gehörgang, die der Schleimhautschicht von der Trommelhöhle.

Der Annulus cartilagineus, an dem sich die Membrana propria des Trommelfells befestigt, wird von Faserknorpel gebildet, dessen Grundlage aus netzförmig verflochtenem Bindegewebs- und zahlreichen elastischen Fasern besteht und kleine rundliche Knorpelkörperchen enthält.

d) **Die Paukenhöhle** besitzt eine knöcherne Wand, der sich innen ein Periost anlegt. Auf dieses folgt eine dünne Schleimhaut, die gröfstenteils mit dem Periost verschmilzt, weshalb beide Membranen von vielen Autoren als eine einzige Haut aufgefafst werden. An einigen Stellen ist jedoch die Schleimhaut vom Periost getrennt und überbrückt Grübchen und Furchen desselben; an anderen Stellen bildet sie Falten und überzieht die in der Paukenhöhle vorhandenen Gebilde. Sie besteht aus einem lockeren Geflecht zarter Fibrillenbündel, welches von einem weitmaschigen Gerüst stärkerer, sehniger Züge durchflochten ist, keinen Papillarkörper bildet und vereinzelte Drüsen enthält. Ihre Innenfläche ist mit Ausnahme der Trommelfellfläche und der Gehörknöchelchen mit einem flimmernden Epithel bedeckt.

Das Epithel zeigt bei dem Hunde und bei der Katze*) ein analoges Verhalten wie beim Menschen, d. h. es besteht in den unteren, besonders in den der Tuba nahe gelegenen Abschnitten aus flimmerndem Zylinderepithel, in den oberen Räumen und am Promontorium aus niedrigen Flimmerzellen resp. flimmerndem Plattenepithel. — Das Vorkommen von tubulösen Drüsen in der Paukenhöhlenschleimhaut von Hunden und Katzen beobachtete Kessel*), und Wendt**) fand auch beim Menschen Schläuche, deren tieferer Teil knäuelförmig aufgerollt war, die aber von Brunner***) und v. Tröltsch†) vermifst wurden. Sie scheinen, wenn sie vorhanden sind, besonders im vorderen Teile der Trommelhöhle und gegen die Tuba hin aufzutreten. Bei Carnivoren stellen sie einfache, mit Zylinderepithel ausgekleidete schlauchförmige Einstülpungen dar.

In der Trommelhöhle, von der freien Fläche ihrer Schleimhaut ausgehend, kommen — aber nicht konstant — Bindegewebszüge vor, die als Residuen des fötalen Lebens zu betrachten sind [Politzer††)] und auf denen ovale (ellipsoide), gestielte, konzentrisch geschichtete Bindegewebsgebilde mit bindegewebigem Achsenstrang aufsitzen. — Die Paukenhöhlenmembran erstreckt sich auch in die Hohlräume des Warzenfortsatzes hinein. Sie ist hier sehr dünn, blafs und gefäfsarm, mit Plattenepithel überzogen und mit dem Periost verschmolzen. Hier kommen namentlich die erwähnten Bindegewebsfalten in den konzentrischen Körperchen vor.

Die Gehörknöchelchen bestehen aus kompakter Knochensubstanz, welche zahlreiche Haverssche Kanäle enthält. Spongiöse Substanz findet man nur im Inneren der dickeren Partien der Knöchelchen. An den Gelenk- und Reibflächen ist ein dünner Überzug von hyalinem Knorpelgewebe vorhanden.

Die Muskeln der Knöchelchen bestehen aus quergestreiftem Muskel-, die Sehnen aus Bindegewebe. In der Sehne des Tensor tympani finden sich häufig Knorpelzellen eingelagert†††).

Die Ligamente bauen sich aus Bindegewebe und elastischen Fasern auf.

Die Lymphgefäfse der Gehörknöchelchen, im Innern der Haversschen Kanälchen gelegen, lassen sich nach Entkalkung in ½prozentiger Chromsäure, Alkoholhärtung und Karmin-Hämatoxylinfärbung nachweisen*†).

Die Blutgefäfse der Trommelhöhle (Art. tympan., Art. stylomastoid. usw.) kommen von verschiedenen Seiten. Sie stehen mit denen der Knochenwand und dadurch auch mit denen des Labyrinths in Ver-

*) J. Kessel, Centralbl. med. Wissensch. Nr. 6. 1870.
**) Wendt, Arch. f. Heilk. 52. 1870.
***) Brunner, Beiträge z. Anat. u. Histol. d. mittl. Ohres, S. 11. Leipzig 1870.
†) v. Tröltsch, Lehrb. f. Ohrenheilk. 1868.
††) Politzer, Wien. med. Wochenschr. Nov. 1869; Arch. f. Ohrenheilk. 5, H. 3.
†††) J. Kessel. Strickers Handb. d. Gewebel. 2, 864. 1872.
*†) A. Rauber, Arch. f. Ohrenheilk. 15, 81. 1879.

bindung und bilden ein oberflächliches Kapillarnetz. — Die Lymphgefäfse zeigen ein ähnliches Verhalten als am Trommelfell, wie Kessel nachwies, welcher Saftkanälchen und Lymphkapillaren gefunden hat. Sie formieren einen tiefen, dem Knochen anliegenden Plexus und besitzen an der Decke der Höhle einige kleine Follikel. Die Nerven stammen vom Pl. tympanicus und sind mit Ganglienzellen versehen, die sich oft zu Häufchen vereinigen. Am Boden der Höhle liegt der Jacobsohnsche Nervenplexus *).

Die knöcherne Wand der Paukenhöhle ist beim Pferd, Rind und Schwein spongiös (mit Paukenzellen versehen), beim Schaf, bei der Ziege und beim Hund kompakt (ohne Paukenzellen), bei der Katze doppelt, mit einem Hohlraume zwischen beiden Platten ausgestattet.

e) Die **Tuba Eustachii** **). Sie besteht aus der zum Teil knöchernen, grofsenteils knorpeligen Grundlage, einer Schleimhaut und Muskeln.

Der Knorpel ist namentlich am Os temporale und in seinen äufseren Partien hyalin, im Inneren und unten netzförmig. Die Grundsubstanz enthält einerseits faserige Zerklüftungen ohne Zellen und andererseits Zellhäufchen, die von elastischen Netzen umgeben sind. Der Übergang der knöchernen in die knorpelige Tuba, d. h. des Knochen- in das Knorpelgewebe, erfolgt allmählich.

Die dem Knorpel innig anliegende Schleimhaut trägt ein geschichtetes, flimmerndes Zylinderepithel, welches Becher- und Basalzellen besitzt. Ihre fibrilläre Grundlage zeigt Einlagerungen cytogenen Gewebes, welches stellenweise Solitärfollikel bildet, die beim Schweine gruppenweise auftreten. Die Submucosa enthält Schleimdrüsen. Diese kommen reichlich im knorpeligen und zerstreut im knöchernen Teile vor und fehlen am Boden der Rinne ganz. Die Submucosa ist im knöchernen Teile dünn, während sie im knorpeligen ein dickes, meist aus Längsbündeln bestehendes Periost bildet. Die Tubenschleimhaut geht einerseits in die der Paukenhöhle, andererseits in die der Rachenhöhle resp. des Luftsackes (Pferd) über.

Die Schleimhaut des Luftsackes des Pferdes ist etwas dicker als die Paukenhöhlenschleimhaut und enthält eine stärkere Lage von Drüsen.

Die Blutgefäfse sind reichlich vorhanden und bilden ein oberflächliches, subepitheliales und ein tieferes, die Drüsen und das Fettgewebe umgebendes Kapillarnetz. Sie stammen zum Teil von der Paukenhöhle, zum Teil von den Gefäfsen der Pharynxwand ab.

Die Nerven sind teils marklos, teils markhaltig und mit mikroskopischen Ganglien ausgestattet.

2. Das innere Ohr (Labyrinth).

Das Labyrinth stellt ein häutiges Hohlraumsystem (häutiges Labyrinth) dar, welches rundum von Knochenmasse, die mit einem gegen das häutige Labyrinth gewandten Periost versehen ist, umgeben wird (knöchernes Labyrinth). Das häutige Labyrinth verhält sich demnach zum knöchernen, wie das einseitig eingeheftete Futter eines Kleidungsstückes zum Stoff desselben.

*) J. Kessel, Centralbl. med. Wissensch. Nr. 23, 24. 1868.
**) S. Rüdinger, Beiträge z. vergleichenden Anat. u. Histol. d. Ohrtrompete. Lentner, München 1870.

Das knöcherne Labyrinth besteht aus normaler Knochensubstanz; das häutige aus einer den serösen ähnlichen Membran. Der Periost zeigt keine Besonderheiten, ist aber z. T. nach innen mit Endothelzellen bedeckt.

Das häutige Labyrinth, dessen Innenraum eine lymphatische Flüssigkeit, die Endolymphe, beherbergt, liegt dem Knochen resp. dem Periost desselben nur an einzelnen Stellen dicht an, während an allen anderen ein Zwischenraum zwischen beiden bleibt, der nur von Bindegewebssträngen durchzogen wird, welche die Labyrinthhaut mit dem Periost verbinden. Von diesem Raume, in welchem sich eine lymphatische Flüssigkeit (Perilymphe) befindet, geht (und zwar von einer Stelle der Schnecke aus) ein feines Kanälchen ab, das zum Subarachnoidealraum führt (Aquaeductus cochleae S. 421) und demnach diesen mit dem Perilymphraum in Verbindung setzt.



Fig. 305. Das häutige Labyrinth mit durchgeschnittener Schnecke vom linken Ohr. (Doppelte Gröfse.) *A* halbzirkelförmige Kanäle. *B* Vorhof, aus rundem und eirundem Säckchen bestehend. *C* Durchschnitt. Schnecke; zeigt das Spiralblatt und die beiden Gänge. *6* Hörnerv und dessen Teilung in den Nerven des Vorhofes und der Schnecke.

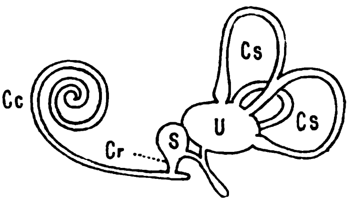


Fig 306. Schema des häutigen Labyrinths. [Nach Waldeyer*).]
U Utriculus. *S* Sacculus. *Cr* Canalis reuniens. *Cc* Schnecke (Duct. cochlearis). *Cs* Bogengänge. *R* Recessus labyrinthi Reifsner.

Allgemeiner Bauplan. An dem häutigen Labyrinthe (Fig. 305 u. 306) unterscheiden wir zwei Otolithensäckchen, die Schnecke und die halbzirkelförmigen Kanäle (Bogengänge). Die beiden Säckchen, von denen das eine rundlich (Sacculus s. Sacc. hemisphaericus) (Fig. 306 S), das andere elliptisch (Utriculus s. Sacc. hemiellipticus) (Fig. 306 U) geformt ist, liegen dicht nebeneinander zwischen der Schnecke und den halbzirkelförmigen Kanälen und sind durch den Aquaeductus vestibuli (einen Kanal) (Fig. 306 bei R) in einer Weise untereinander verbunden, dafs dieser aus jedem derselben mit je einem, ein feines Kanälchen darstellenden Schenkel entspringt. An den einander abgewandten Wänden (Aufsenwänden) der Säckchen befinden sich die sonstigen Labyrinthteile, und zwar am Sacculus die Schnecke (Fig. 306 Cc) und am Utriculus die halbzirkelförmigen Kanäle angelagert (Fig. 306 Cs). Die beiden Säckchen liegen in einer gemeinsamen Knochenhöhle, die als Vorhof bezeichnet und an ihrer medialen Wand durch eine Leiste gewissermafsen in zwei grubenartige Hohlräume getrennt wird, und zwar in den oberen, Recessus hemi-

*) W. Waldeyer, Strickers Handb. d. Gewebel. 2, 916. 1872.

ellipticus für den Utriculus und in den unteren, Recessus hemisphaericus für den Sacculus.

Die Bogengänge (Canaliculi semicirculares) verhalten sich zum Utriculus wie hohle Henkel zu einem Gefäfs. Es befinden sich drei Kanäle an dem Utriculus, so dafs dieser wie ein kleiner, mit drei grofsen Henkeln ausgestatteter Topf erscheint. Die drei Kanäle sind in drei nahezu senkrecht zu einander stehenden Ebenen angeordnet und zeigen an ihren Anfängen je eine mehr oder weniger kugelige oder ovale Auftreibung (die Ampulle).

Die häutige Schnecke liegt in der knöchernen und stellt einen häutigen, auf dem Querschnitt annähernd dreieckigen Kanal dar (Ductus

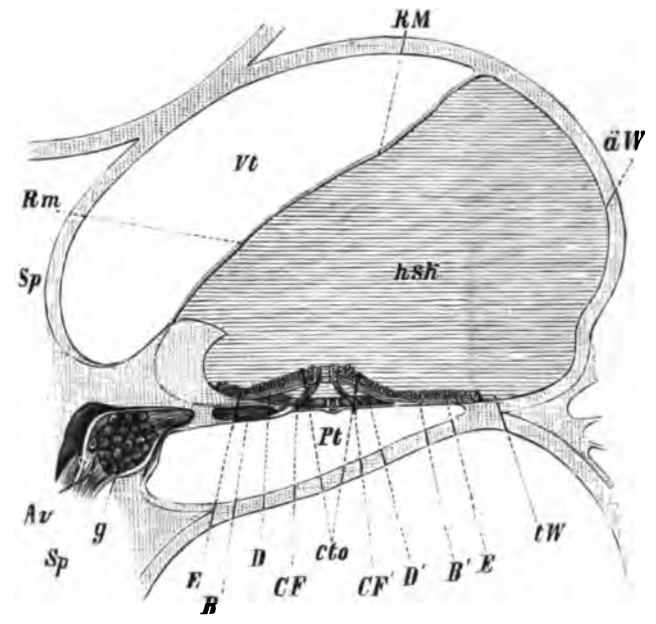


Fig. 307. Durchschnitt der Schnecke. (Nach Reichert.)
Sp Spindel der Schnecke. *B* knöchernes, *B'* häutiges Spiralblatt der Schnecke. *E* Stützzellen. *D* Innere, *D'* äufsere Cortische Haarzellen. *CF* Innere, *CF'* äufsere Cortische Pfeilerzellen. *Av* Fasern des Schneckennerven, welche in das Spiralblatt eintreten und an dieser Stelle *g* Ganglienzellen enthalten. *Vt* Scala vestibuli. *Pt* Scala tympani. *hsk* Ductus cochlearis (in dem veralteten, zur Orientierung aber brauchbaren Schema zu grofs gezeichnet). *RM* Reifsnersche Membran (vestibuläre Wand). *äW* äufsere Wand. *tW* tympanale Wand des Ductus cochlearis. *Cto* Cortisches Organ.

cochlearis, Fig. 307 *hsk*), der im Vestibulum, nahe am Sacculus, beginnend, eine kurze Strecke gerade vorläuft und sich dann schneckenartig um eine knöcherne, sehr poröse, von Nervenfasern etc. durchbohrte Achse (Modiolus im basalen, Columella im mittleren, Skyphos im Spitzenteil genannt) herumwindet. Sie steht an ihrem, dem Vestibulum zugewendeten Anfange durch einen feinen Kanal, den Canalis reuniens Hensen, mit dem Sacculus in Verbindung (Fig. 306 Cr). An ihrem, nach aufsen gekehrten, in der Schneckenspitze (der Cupula, S. 406) gelegenen Ende ist sie blind geschlossen und hier wie auf ihrem ganzen Verlaufe von Knochen umhüllt. Durch den Ductus cochlearis wird der Innenraum der knöchernen Schnecke in drei Räume geteilt, wie der Querschnitt der Fig. 307 zeigt, d. h. in

die beiden mit Exolymphe erfüllten Skalen (Scala vestibuli — *Vt* — und Scala tympani — *Pt* —), während der zwischen beiden gelegene, einen Teil der Scala vestibuli einnehmende Ductus cochlearis sich von Endolymphe erfüllt darstellt (cf. S. 406).

Allgemein Histologisches. Die Wand des häutigen Labyrinths stellt eine dünne, bindegewebige Membran dar, welche an den cristae und maculae acusticae und an den Huschkeschen Zähnen (S. 408) der Lamina spiralis ossea verdickt, dagegen an der Reifsnerschen Membran (S. 407) des Ductus cochlearis, an der Fenestra ovalis und der Lamina basilaris der Schnecke besonders dünn ist. Sie baut sich aus drei Schichten auf, einem Epithel (Stratum epitheliale), einer Glashaut (Stratum proprium) und einer lockeren Bindegewebslage.

Das Epithel besteht im allgemeinen aus einer Lage platter, heller, polygonaler Zellen mit grofsem, rundem Kern und stellt demnach ein einschichtiges Plattenepithel dar. An vielen Stellen, z. B. an den Cristae und Maculae acusticae und dem Cortischen Organe (S. 409), treten Besonderheiten an dem Epithel hervor, welche später noch besprochen werden. Bei Vögeln und Fischen sind die Zellen an der konkaven Seite der Bogengänge und an dem Dache der Ampullen zylindrisch, so dafs hier ein heller, schmaler Streif von Zylinderzellen, Raphe, Dachzellen [Hasse*)] gebildet wird.

Unter dem Epithel findet sich eine helle, homogene, im Utriculus und den Ampullen fibrilläre Membran (Tunica propria, Stratum proprium, Glashaut). Diese ist beim Menschen in den halbzirkelförmigen Kanälen auf ihrer dem Innenraum zugekehrten Seite mit Papillen versehen, die konzentrisch gestreift erscheinen und mit dem besprochenen Plattenepithel bedeckt sind und an dem am Knochen festsitzenden Teile der Bogengänge fehlen. Bei den Säugetieren sind derartige Papillen an der Tunica propria der Bogengänge nicht vorhanden**).

Dieser Membran schliefst sich nach aufsen eine lockere, gefäfshaltige, von zahlreichen elastischen Elementen durchzogene und an einigen Stellen sehr nervenreiche Bindegewebslage an; durch Fasern, welche den perilymphatischen Raum nach Art eines sich verzweigenden Fadennetzes durchqueren, verbindet sie sich mit dem Periost. An denjenigen Stellen, wo das häutige Labyrinth dem knöchernen dicht anliegt, verschmilzt es direkt mit dem Periost.

Spezielles. 1. **Die Säckchen** (Otolithensäcke). Ihre Membran ist mit lockerem Bindegewebe an die Vorhofswand befestigt; nur gegen die Steigbügelfufsplatte und nach unten steht dieselbe frei ab, so dafs hier ein gröfserer Raum für die Perilymphe bleibt. Eine kleine Stelle der Schleimhaut an der medialen Wand jedes häutigen Säckchens ist verdickt und erscheint infolge einer Ein- und Auflagerung von krystallinischen Kalkkonkrementen (Otolithen) undurchsichtig und getrübt. Diese Stellen werden Maculae acusticae genannt (Fig. 308). Die Vestibularwand ist hier, namentlich im Bindegewebslager, oft um das 10fache verdickt und in ihrer inneren Schicht sehr zellreich, während die äufsere aus einem Bindegewebsnetz besteht. In letzteres sind zahlreiche Bündel von mark-

*) C. Hasse, Zeitschr. f. wissensch. Zool. **17**, H. 4, 1866; **18**, 1867.
) S. Rüdinger, Strickers Handb. d. Gewebel. **2, 892. 1872.

haltigen Nervenfasern eingelagert, die in den tieferen Schichten einen Plexus bilden (Fig. 308 *m N*); aus diesem biegen zahlreiche vereinzelte Fasern fast rechtwinkelig ab, verlaufen gegen das Epithel und dringen, nachdem sie Markscheide und Neurilemm meist erst beim Durchtreten durch die Membrana basalis verloren haben, in dasselbe ein. Die Basalmembran (Basalsaum) ist strukturlos und bildet die Grenze zwischen innerem Epithelbelag und der äufseren Bindegewebsschicht. Die Epithelien der Macula utriculi et sacculi sind z. T. in ein Neuroepithel umgewandelt, und demnach besteht jedes dieser Endorgane der zugehörigen Vestibulariszweige aus je einer einfachen Schicht von 2 verschiedenen Zellarten, sogen. Haar- und Fadenzellen, welche derartig alternierend gelagert sind, dafs jede Haarzelle, die auf ihrem freien Ende das sogen. Hörhaar trägt, von 5 Zylinderzellen umgeben ist.

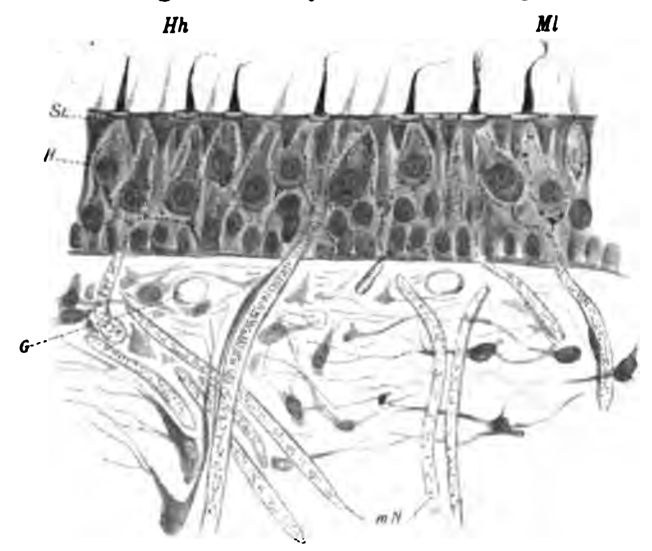


Fig. 308. Macula acustica einer 3 Tage alten Katze. (Held.)
m N Noch marklose, erst nach Wochen die Markscheide erhaltende Nerven. *G* Gefäfsquerschnitt. *H* Haarzellen. *St* Stützzellen. *Hh* Hörhaare. *Ml* Membrana limitans. (Die auf den Hörhaaren liegenden Otolithen fehlen in der Figur.)

Die Haarzellen sind flaschenförmig gestaltet. Sie besitzen einen länglichen Bauch, der unten (distal) abgerundet erscheint und nach oben (proximal) in einen dünnen Hals ausläuft, der sich analog dem Hals einer Wasserflasche zur Form einer flach trichterförmigen Scheibe innerhalb der Membrana limitans (der Begrenzung der dem Lumen des Sacculus und Utriculus zugekehrten Zelloberflächen) erweitert und auf diese Art sich in der entsprechend geformten Öffnung der Grenzmembran vermittels Silbernitrat nachweisbarer Kittleisten einfügt. Die Membrana limitans wird durch die Kopfflächen der Fadenzellen vervollständigt. Sie entspricht der Membrana reticularis des Cortischen Organs (S. 414). Der Dickendurchmesser der M. limitans beträgt beim Schaf im Maximum 1 μ: derselbe nimmt jedoch in der Richtung nach den an die Macula sich anschliefsenden Plattenepithelien hin ab. Der scheibenförmige Kopf der Haarzelle trägt in der Mitte ein Bündel Cilien, welche in die Endolymphe hineinragen,

und deren Länge die der ganzen Haarzelle nicht selten übertrifft; sie beläuft sich z. B. im Utriculus des Kalbes auf 18—22 μ [in den Ampullen (S. 404) auf 26—65 μ]. Die zentralen Haare weisen eine gröfsere Länge auf als die peripher im Bündel stehenden. Ihre Anzahl auf einer Zelle beträgt ca. 10—12 *). Die zusammengeschlossenen Cilien bilden den Speer (vulgo das Haar), färben sich mit Eisenhämatoxylin schwarz in gleicher Weise wie die aus runden Körperchen zusammengesetzte „Basalscheibe“ des Haarzellenkopfes und wie die conusartige (aus Stäbchencentrosomen bestehende?) Verlängerung, welche sich von der distalen Fläche der Scheibe in das Plasma der Haarzelle einsenkt **).

Die basale Partie der Zelle ist verschmälert und geht in einen breiten, gezähnelten Fufs aus. Der Kern liegt in der Zellausbauchung oder an der Basis. Der Zelleib ist leicht gekörnt.

Die Fadenzellen (M. Schultze ***), auch Spindel- oder Stäbchenzellen genannt, sind als Stützzellen anzusprechen †). Sie sind im allgemeinen schlank und zeigen nur um den Kern herum eine Anschwellung, die entweder in der Achse der Zelle liegt oder auch asymmetrisch seitlich angefügt erscheint. Rüdinger ††) konstatierte in den in Osmiumsäure isolierten spindelförmigen Fadenzellen einen zentralen, schwarzgefärbten Streifen, welchen Held †††) als Ausdruck einer intrazellulären Stützfaser ansieht, welche einerseits bis zur Basalmembran durchreicht und anderseits nach oben (proximal) mit pinselartig divergierenden Teilfasern an das im Bereich der Haarzellen besonders ausgebildete Schlufsleistennetz der Grenzmembran angeheftet ist (nicht aber wie Rüdinger für die Spindelzellen der Ampullencrista der Cyprinoïden beschreibt und abbildet, sich als „Hörhaar“ über die Zellhärchen hinaus als „nervöses Gebilde“ verlängert). Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, stellen die Fadenzellen die Analoga der Deitersschen Zellen des Cortischen Organes dar.

Auf dem freien Ende der Hörhaare des Utriculus und Sacculus liegt bei Fischen der Otolith, eingebettet in eine gallertig schleimige Flüssigkeit ***), umhüllt von einer sehr zarten, an der nach der Macula hingewendeten Fläche etwas verdickten und mit Dellen zur Aufnahme der Hörhaare versehenen Membran *†) (entsprechend der Membr. tectoria, Crista acustica). Bei den verschiedenen Säugetieren ist der kompakte Otolith ersetzt durch weifse, in verschiedenen Formen (meist stumpfwinkligen Prismen) kristallisierte Kalkkonkremente (Ohrsand, Lincke), die durch eine schleimige Masse, in der sie liegen, zur Otokonie *††) vereinigt werden.

Die Blutgefäfse der Säckchen bilden an den Maculae acusticae reichliche Gefäfsnetze, während die übrige Säckchenwand weitmaschige Kapillarnetze aufweist.

Die vom Ramus vestibularis Acustici stammenden Nerven bilden an den Maculae nach Durchbohrung der Membrana basalis ein subepitheliales, in ein intraepitheliales

*) O. Kaiser, Diss. Leipzig 1891. 2 Taf.

**) C. M. Fürst, Anat. Anz. 18, Nr. 8, 190. 1900.

***) M. Schultze, J. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 343. 1858.

†) C. Hasse, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 17, 56. 1866. — O. v. Grimm, Bull. de l'acad. des sc. de Petersb. 14, 73. 1869. — G. Retzius, Anat. Unters. Stockholm 1872, und Gehörorgan d. Wirbeltiere. 1884. — O. Kaiser, l. c.

††) S. Rüdinger, Strickers Handb. d. Gewebel. l. c. 903.

†††) H. Held, Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. Mathem.-physik. Kl. 28, Nr. 50. 1902.

*†) C. Hasse, Verhandlg. d. physik.-med. Ges. Würzburg, N. F. 1, 92. 1868.

*††) G. Breschet, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organ de l'ouïe. Paris 1838.

übergehendes Geflecht aus dicht granulierten Fäden bestehend, welches sich in ein enges und feingranuliertes Netzwerk fortsetzt*), das die Haarzellen, mit Ausnahme der mit den Hörhaaren versehenen Oberfläche, völlig umschliefst und mit seinen einzelnen Körnern oder Körnerhäufchen fest an der Zellenmembran der Haarzellen haftet**).

2. **Die halbzirkelförmigen Kanäle.** Die häutigen Kanäle liegen in den Ampullen dem Periost der knöchernen Kanäle fest an, während sie in dem übrigen Teile mit Ausnahme eines adhärierenden Streifens am konvexen Rande der Bogen von der Kanalwand weit abstehen und gewissermafsen in der Perilymphe flottieren, soweit es die an das Periost befestigten Bindegewebszüge gestatten. An der konvexen Seite der Bogengänge sind diese Stränge besonders dick und gefäfshaltig und werden Ligamenta labyrinthi canaliculorum [Rüdinger***)] genannt. In den eigentlichen häutigen Kanälen sind keine Nerven nachzuweisen; nur in den Ampullen wird je ein Vestibulariszweig (Nervus ampullaris) angetroffen, der die Cristae acusticae versorgt. In jeder Ampulle findet man nämlich einen scharf umschriebenen gelben Fleck vor, an dessen Innenseite eine zum Längsdurchmesser der Bogengangserweiterung quergestellte leisten-

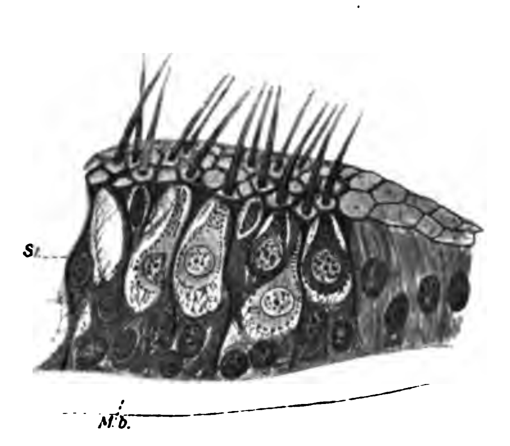


Fig. 309. Crista acustica der Katze. (Held.)

M.b. Membrana basalis. *St.* Stützzelle.

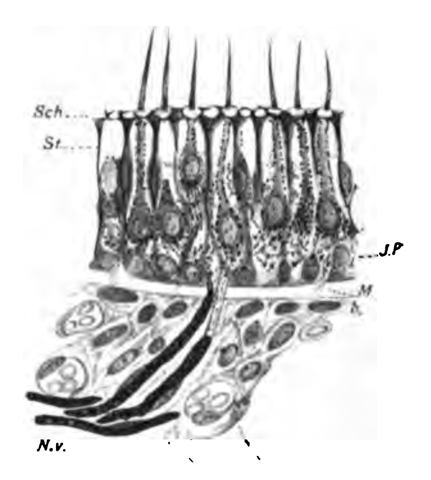


Fig. 310. Crista acustica der Maus. (Held.)

J.P. intraepithelialer Plexus. *M.b.* Membrana basalis. *N.v.* Nervus vestibularis (zum Teil markhaltig). *St.* Stützzellen. *Sch.* Schlufsleistennetz (Membr. limitans).

förmige Hervorragung zu bemerken ist (Crista acustica, M. Schultze), deren Umgebung, namentlich bei den Nagern, mit einer dem Chorioïdealpigment gleichenden Pigmentschicht ausgestattet erscheint†). Die Cristae acusticae zeigen im allgemeinen denselben Bau, wie die Maculae acusticae. Die Haare der Leisten sind jedoch länger als die der Otolithensäckchen, die Haarzellen etwas höher und das Fadengerüst der Fadenzellen kräftiger als bei den korrespondierenden Zellen der Maculae.

*) G. Retzius, Gehörorgan d. Wirbeltiere 2. 1884. — Kaiser, Arch. f. Ohrenheilk. 32. 1891. — Niemack, Anat. Hefte. 1893. — v. Lenhossék, Die Nervenendigungen in den Maculae u Cristae acust. Wiesbaden 1894.

**) H. Held, l. c. 48, 50.

***) S. Rüdinger, Strickers Handb. d. Gewebel. l. c. 884.

†) G. Alexander, Arch. f. mikrosk. Anat. 58, 134. 1901.

Auch die Cristae sind mit bedeckenden Gewebsbestandteilen ausgestattet, der Cupula terminalis [Lang*)], auch als Membrana tectoria [Hasse**)] bezeichnet. Bei den Fischen stellt sie eine muldenförmig ausgehöhlte, leicht abhebbare, aber resistente, in der Mitte verdickte und gegen den Rand zu geschärfte Membran dar, welche an der den Haarzellen zugewendeten Seite, ebenso wie die entsprechende Membran der Säckchen, mit Dellen zur Aufnahme der Härchen versehen ist. Ein dieser Membr. tect. der Fische homologes Organ findet sich bei den Wirbeltieren aller Klassen, auch bei Säugetieren resp. deren Embryonen und beim Menschen vor.***)

Die Blutgefäfse der Bogengänge stammen von denen des Vorhofs; die gröfseren Gefäfse liegen im perilymphatischen Raume und senden Äste zum Periost, zu den Ligamenta labyr. und zu den häutigen Bogengängen. In diesen bilden sie ein grobes Netz aus weit ausgezogenen Schlingen. Da in jede Öffnung je eines knöchernen Ganges ein Gefäfs eintritt und beide sich miteinander verbinden, so entsteht ein Gefäfsbogen. An den Eintrittsstellen der Nerven in die Ampullen (unter den Cristae acusticae) ist ein dichtes, reiches Gefäfsnetz vorhanden.

Die Nerven der Bogengänge stammen vom Vestibularnerven und verhalten sich in den Ampullen an den Cristae acusticae wie an den Maculae acusticae der Säckchen. Das Verhalten der allmählich niedriger werdenden Zellen in der Nachbarschaft der Haar- und Fadenzellen der Cristae (der Katze) gegen Alsol-Hämatoxylinfärbung läfst das Eintreten der Ampullarnervenfäden zwischen diese vermissen†).



Fig. 311. Senkrechter Schnitt durch die Schnecke eines Kalbsembryo. (Kölliker.)

Der Innenraum ist in 4 Windungen getroffen. In allen ist der Ductus cochlearis sichtbar.

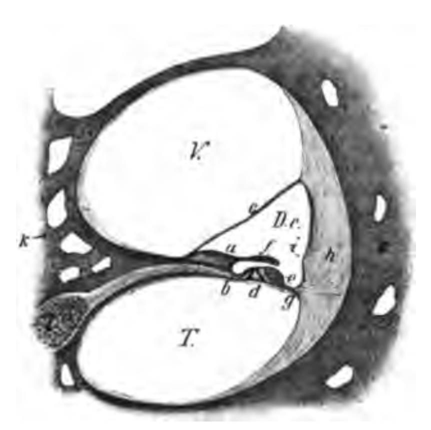


Fig. 312. Querschnitt des Schneckenkanales. (Ellenberger-Günther.) *a* Labium vestibulare. *b* Lab. tympanicum des Limbus spiralis. *c* Membr. vestibularis (Reifsneri). *d* Corti'scher Tunnel. *e* Papilla spiralis. *f* Corti'sche Membran. *g* Crista basilaris. *h* Ligament. spirale. *i* Prominent. spiralis. *k* Knöcherne Schneckenwand. *l* Ganglion spirale. *T.* Scala tympani. *V.* Scala vestibuli.

3. Die **Schnecke** zeigt einen sehr komplizierten Bau. Die Zahl der Spiralwindungen beträgt, vom Vestibulum an gerechnet, beim Pferd und Kaninchen $2^1/_2$, beim Menschen $2^1/_2$—$2^3/_4$, bei den Carnivoren 3, beim Ochsen $3^1/_2$, beim Schwein und Meerschweinchen 4. Ihre lateral ge-

*) G. Lang, Zeitschr. f. wissensch. Zool. **18**, 303. 1868.
**) C. Hasse, Anat. Stud. H. 1, S. 1. 1870.
***) C. Hasse, Vergleich. Morphol. u. Histol. d. Gehörorgans S. 77. 1873.
†) H. Held, l. c. 48 u. Taf. 4, Fig. 38.

legene, den höchsten Punkt des Promontoriums bildende Spitze bezeichnet man auch als Cupula. Der Innenraum, der sich durch sämtliche Windungen der Schnecke erstreckt, wird durch eine horizontale, quere Scheidewand (Lam. spiralis), die zum Teil eine vom Modiolus resp. der Columella rechtwinklig abgehende, knöcherne Grundlage besitzt, zum Teil (distal von der Schneckenspindel) rein häutig ist, in zwei Etagen abgeteilt, von denen — die Schnecke in situ gedacht — die lateral gelegene Scala vestibuli, die mediale, der Schneckenbasis zugekehrte Scala tympani heifst. Die Scala vestibuli beginnt im Vorhofe, mit dessen perilymphatischem Raume sie in offener Kommunikation steht; die Scala tympani führt zur Paukenhöhle und wird von dieser durch eine elastische, die Fenestra rotunda ausfüllende Membran, die Membrana tympani secundaria (S. 418) abgeschlossen. Die Scheidewand der Schnecke reicht von der Fenestra rotunda durch die ganze Schnecke hindurch, erreicht aber das blinde Ende (die Kuppel) derselben nicht ganz, so dafs hier eine Verbindung beider Etagen besteht (Helicotrema).

In der Scala vestibuli findet sich nochmals eine und zwar schräg gestellte häutige, dem Ductus zugehörige Scheidewand (Membr. vestibularis s. Reifsneri, S. 407), welche die Scala vestibularis in einen oberen inneren gröfseren und einen unteren kleineren Kanal trennt. Der letztere (Ductus, s. Canalis cochlearis) enthält den eigentlichen Gehörapparat und steht durch Vermittelung des Canalis reuniens Hensen*) (Fig. 306, S. 399) mit dem im Vorhofe liegenden Sacculus in Verbindung. Aus der unteren Wand des letzteren entwickelt sich der Kanal und senkt sich nach abwärts und etwas rückwärts verlaufend in die Reifsnersche Membran des vestibulären Endes des Ductus cochlearis unter nahezu rechtem Winkel so ein, dafs das geschlossene Endstück des Schneckenganges blindsackförmig die Einmündungsstelle überragt (Vorhofsblindsack des Ductus cochlearis [Reichert**)]). Der Canalis reuniens ist mit dem Periost verbunden und unterscheidet sich histologisch von der Wand des Sacculus nur durch seine feinere Beschaffenheit.

An einem Querschnitte durch den Kanal der häutigen Schnecke sieht man, wie schon im allgemeinen Teil S. 400 erwähnt, drei Räume, und zwar basalwärts die Scala tympani (Fig. 312 *T*), oben die Scala vestibuli (Fig. 312 *V*) und zwischen beiden einen kleinen, dreieckigen Raum, den Ductus cochlearis (Fig. 312 *Dc*). — Entfernt man die häutige Schnecke und durchschneidet die knöcherne allein, dann konstatiert man, dafs diese nur einen einfachen Innenraum umschliefst, in welchem von innen quer horizontal an Stelle der gen. Querscheidewand eine von der Achse der Schnecke entspringende, feine, sehr poröse Knochenplatte (Lamina spiralis ossea) hineinragt, die aber die gegenüberliegende Wand nicht erreicht; an letzterer bemerkt man einen kleinen, knöchernen Vorsprung. An der Stelle, wo sich in der häutigen Schnecke die Membrana Reifsneri befindet, kommt in der knöchernen Schnecke kein Knochenblättchen vor. — Aus diesen Tatsachen erkennt man, dafs die Lamina spiralis nur in ihrem inneren Teil eine knöcherne Grundlage besitzt, im übrigen aber durch die, den Basalteil des Ductus darstellende Lamina spiralis membranacea ergänzt wird.

Ductus cochlearis. Dieser Kanal bildet auf dem Querschnitt annähernd ein rechtwinkliges Dreieck, dessen rechter Winkel durch die Membrana Reifsneri und das Ligamentum spirale gebildet wird. Er erstreckt sich von dem vestibulären Blindsack (S. 400 u. oben) bis gegen

*) V. Hensen, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 13, 319. 1863.
**) Reichert, Beitrag zur feineren Anatomie d. Menschen u. d. Säugetiere. Abhandlg. d. Kgl. Ges. d. Wissensch. Berlin 4. 1864.



die Spitze der Schnecke, woselbst er ebenfalls blind endet (Kuppelblindsack, Reichert). Er ist an seinem Kuppelende am breitesten und verjüngt sich allmählich gegen das andere Ende. Die vestibuläre Wand des Schneckenkanales, d. h. seine längere Kathete (Fig. 312 *c*), wird durch die Membr. Reifsneri, (eine Fortsetzung der Labyrinthhaut), die tympanale Wand, der Hypotenuse entsprechend (Fig. 312 *b*—*g*), durch die Lamina basilaris (durch den Endteil der Lamina spiralis ossea und der Lamina spiralis membranacea, welche zwischen Membrana tectoria und Membrana basilaris das Cortische Organon spirale einschliefst) und die kürzere, äufsere Kathete durch die Aufsenwand der Schnecke gebildet. An letzterer bemerkt man eine Verdickung des Periosts in Form eines bandartigen Streifens (Ligamentum spirale, Fig. 312 *h*), welche nach oben und unten allmählich an Dicke abnimmt und in der Haut der Scala tympani und vestibuli verläuft. An diesem Streifen befestigt sich die Lamina basilaris. An der Ansatzstelle derselben springt das Ligamentum spirale wie eine Leiste oder Kante in den Schneckenkanal vor. Auf der an die Reifsnersche Membran angrenzenden, vom Epithel bedeckten gelb oder bräunlich-rötlich gefärbten Fläche des Ligamentum spirale bemerkt man einen aus einem Kapillarnetz bestehenden Streifen (Stria vascularis [Corti]), welcher die Membrana basilaris nicht ganz erreicht, sondern etwa in Höhe der Membrana tectoria in einer kleinen Erhebung (dem Ligamentum spirale accessorium) mit einem venösen Gefäfs (Vas prominens Hensen) endigt (Fig. 312 *i*). Der Raum zwischen dem Lgt. spir. accessor. und der Membrana basilaris enspricht dem Sulcus spiralis externus *).

An dem halbmondförmigen Bindegewebspolster der Aufsenwand des Schneckenganges kann man 4 Schichten unterscheiden: 1. das Periost, 2. lockeres, zellreiches Bindegewebe in der dicken Schicht, 3. die strukturlose Membran mit der Stria vascularis und 4. die einschichtige, aus kubischen Zellen bestehende Epithellage. Am Sulcus spiralis externus ist das Epithel deutlich zylindrisch. Die Stria vascularis besteht aus zahlreichen, gewundenen Kapillaren, zwischen und über denen rundliche, bräunliche Pigmentkörnchen führende, mit langen Ausläufern versehene Zellen liegen.

Die Reifsnersche Membran**) (M. vestibularis) (Fig. 312 *c*) entspringt an der Leiste der Lamina spiralis ossea und läuft im spitzen Winkel schräg nach oben zum Ligamentum spirale. Sie stellt eine sehr zarte, gefäfshaltige, aus sehr feinfaserigem Bindegewebe bestehende Membran dar, die auf der dem Ductus cochlearis zugekehrten (cochlearen) Seite mit kubischem oder polygonalem Plattenepithel mit wandständigem Kern und auf der der Scala vestibuli zugewandten (vestibulären) Seite mit grofszelligem, serösem Endothel in einfacher Schicht (Waldeyer) bedeckt ist.

Von der tympanalen Wand des Ductus hat nur ein sehr kleiner, in dem proximalen spitzen Winkel des Schneckenkanales gelegener Abschnitt eine knöcherne Grundlage. Diese wird von der äufsersten Randzone der Lamina spiralis ossea gebildet und besteht aus zwei Knochenlamellen, einer vestibulären und einer tympanalen, deren Aufsenwand mit einer Hohlkehle versehen ist (Limbus spiralis, Fig. 313 *g*) und mit zwei Lippen (Labium tympanicum und vestibulare Hüschke) endet.

---

*) W. Waldeyer. Strickers Handb. d. Gewebel. 2, 924. 1872.

**) E. Reifsner, De auris internae formatione. Dissert. Dorpat 1851. — J. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 420. 1854.



Die vestibuläre Lippe ist nach dem Duct. cochl. wulstig aufgebogen (Fig. 312 *a*), die andere (Fig. 312 *b* und 313 *g'*) läuft gerade fort und dient z. T. der Membrana basilaris zur Anheftung. Zwischen beiden Lippen befindet sich der hohlkehlartige, einer spiralig verlaufenden Rinne gleichende Ausschnitt (Sulcus s. semicanalis spiralis Huschke, Sulc. spir. internus Waldeyer), welcher mit einer Lage niedriger, kubischer (Böttcher) oder sechsseitiger, in radialer Richtung verlängerter Zellen ausgekleidet ist [Henle*)] (Fig. 313 *f*), von denen die den inneren Sulcus von aufsen begrenzenden sog. inneren Deckzellen (Fig. 313 *e*) bis an die Grenzzellen (Fig. 314 u. 319 *G.Z.*) heranreichen. Das Ende der vestibulären Lippe besteht aus osteogenem Gewebe (homogenes Grundgewebe mit Fasern und sternförmigen Zellen) und ragt in Form einer Leiste in den Duct. cochl. vor (Crista spiralis). Diese, welche die obere Wand des Sulcus spiralis darstellt, bildet Wülste und

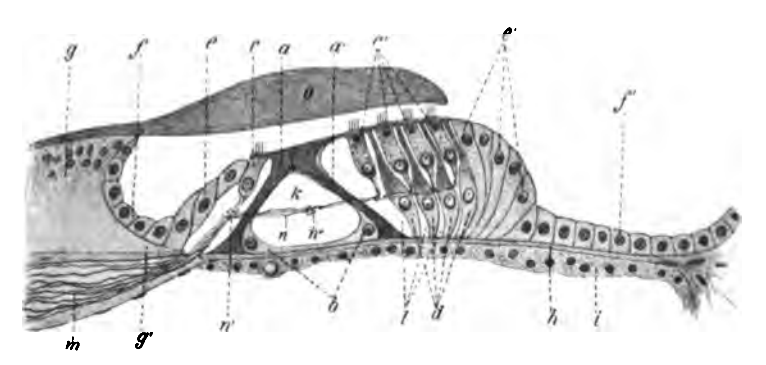


Fig. 313. Organon spirale. (Ellenberger-Günther.)
a Innere Pfeilerzellen. *a'* Äufsere Pfeilerzellen. *b* Bodenzellen. *c* Innere Haarzellen. *c'* Äufsere Haarzellen. *d* Deiterssche Zellen. *e'* Hensensche Zellen. *f'* Claudiussche Zellen. *e* und *f* Epithel des Sulc. spiralis internus. *g* Limbus spiralis. *g'* Labium tympanic. *h* Membr. basilaris. *i* Tympanale Belegschicht. *k* Cortischer Tunnel. *l* Nuelsche Räume. *m* Nerv. *n'* und *n''* Spiralnervenstränge. *o* Membr. Corti.

erscheint am freien Rande demnach zahnartig gezackt. Die zahnartigen, kegelförmigen Zacken haben den Namen Gehörzähne Huschke**) erhalten. Die tympanale Lippe besteht ihrerseits ebenfalls aus zwei Knochenlamellen (Fig. 314 *L.sp.*), zwischen denen die Fasern des N. cochleae verlaufen.

Der häutige Teil der tympanalen Wand, welcher gegen die Kuppe hin an Breite in demselben Mafse zunimmt, als die Lamina spiralis ossea abnimmt, stellt die eigentliche Membrana basilaris Claudius dar (Fig. 313 *h* u. 314 *M.b.*). Sie beginnt am Rande der nach der Schneckenspitze zugekehrten tympanalen Knochenlippe und endet am Lig. spirale. Da, wo sie entspringt, wird sie von den aus den Kanälen der Schneckenspindel kommenden zahlreichen Nervenfasern des N. cochlearis durchbohrt und erscheint demnach an dieser Stelle, von oben betrachtet, stark durchlöchert (Zona perforata, Fig. 314 rechts oberhalb von *Cc*). Ihre

*) J. Henle, l. c. 845.
**) Von H. als Zähne erster Reihe der Habenula denticulata Corti bezeichnet. Die Gesamtheit der Zähne resp. den in die Zähne abgeteilten Rand nennt H. Crista spiralis acustica, Gehörleiste.

äufsere, am Ligam. spirale endigende Partie (Fig. 313 *h*) erscheint gestreift und heifst Zona pectinata Corti (Portio pectinata Todd-Bowman). Der zwischen der Zona perforata und pectinata gelegene Teil der Membrana spiralis wird Zona tecta s. arcuata genannt und trägt das Cortische Organ. Sie wird auch mit der perforata zusammen als Zona nervea bezeichnet. In ihr verläuft ein Gefäfs (Vas spirale, Fig. 314 *V.sp.*), und zwar innerhalb eines Faserzuges, welcher von der basalen Platte der tympanalen Knochenlippe an die tympanale Seite der Membrana basilaris herantritt und mit deren tympanaler Lamelle (s. unten) in Verbindung steht.

Die Membrana basilaris besteht aus drei Schichten, nämlich einer mittleren strukturlosen Bindegewebsmembran, der Fortsetzung des apicalen Labium tympanicum, die oben von einer cochlearen und unten von einer tympanalen Lamelle überzogen ist. Die cochleare Lamelle stellt eine einfache Reihe sehr feiner und dichter, regelmäfsiger, in radiärer Richtung geradlinig aber divergierend verlaufender Fasern dar, welche nach dem Ligam. spirale hinziehen und sich dort befestigen. Sie bedecken die vestibuläre Fläche der strukturlosen Membran, fest mit dieser verbunden, und geben der Membran, sobald sie weiter auseinanderliegen (also ungefähr am Ende des mittleren und äufseren Drittels derselben), ein streifiges Aussehen (Zona pectinata). Diese saitenartig ausgespannten Fasern sind regelmäfsig angeordnet, unmefsbar fein und in der Zona tecta noch sehr undeutlich, weil sie noch zu nahe aneinanderliegen. Die tympanale Lamelle besteht aus einem bei Neugeborenen ziemlich beträchtlichen, in der Nähe des Ligamentum spirale spiralig verlaufenden Lager spindelförmiger Zellen und Bindegewebsfasern.

Das **Cortische Organ** *) (Organon spirale), welches, wie erwähnt, auf der Zona tecta der Membrana basilaris liegt, enthält den Nervenendapparat und erscheint auf dem Querschnitt als eine wulstartige, papillenähnliche Erhöhung (Papilla spiralis, Huschke). Der ganze Apparat besteht aus: 1. dem Tragapparat für die Lamina reticularis [hauptsächlich aus den Cortischen Fasern oder Bogenfasern (Hensen) alias Pfeilern (Böttcher**)), Gehörstäbchen (Henle) bestehend], 2. den Neuroepithelien des N. cochleae (Haarzellen des Cortischen Organs), 3. den Stützzellen der Neuroepithelien, 4. der Lamina reticularis (Kölliker), und 5. der Membrana tectoria (Corti).

1. Die Pfeiler. Sie bestehen aus zwei Gruppen, aus den in der Nähe der Zona perforata befindlichen Innenpfeilern und den Aufsenpfeilern. Dieselben stellen leicht geschweifte, elastische Stäbchenepithelzellen mit angeschwollenen Enden dar, breit auf der Membrana basilaris fufsend. Jeder Pfeiler besteht zunächst aus Fufsplatte, Körper und Gelenkende resp. Kopf. Der Körper (das Mittelstück) ist durch ein stabartiges (nach Chrom-Osmium-Essigsäure Behandlung mit Safranin***), Eisenhämatoxylin†) oder nach Beizung mit Chromalaun durch molybdänsaure Hämatoxylinsäurelösung††) färbbares Fasergerüst versteift, dessen Fibrillen im Fufs kegelförmig ausgebreitet, den kegelförmigen (hornartigen?) Basalkörper einschliefsend, der Membrana basilaris aufsitzen und im Kopf der Zelle pinselförmig divergieren†††). Die den Kern enthaltenden breiten proto-

---

*) A. Corti, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 4, 109. 1851. Die Bezeichnung Cortisches Organ bezieht sich ursprünglich auf die Fasern der Deuxième rangée de dents, wurde aber später auf den ganzen Cochlearis-Endapparat übertragen.

**) Böttcher, Entwicklung u. Bau d. Gehörlabyrinths. Nach Untersuchungen an Säugetieren. Abhandlg. d. Kais. Leopoldin.-Carol. Akad. 35. 1869.

***) F. Graf Spee, Anat. Anz. Ergänzungsh. 19, 18. 1901.

†) H. Held, l. c 10.

††) G. Retzius, Gehörorgan d. Wirbeltiere. 1884.

†††) Joseph, Anat. Hefte 14. 1900.

plasmatischen Füfse sind im inneren Tunnel (cf. unten) gelegen und mit ihren Spitzen einander zugekehrt. Ihr Plasma (Anheftungsplatten Reichert) wurde auch mit der Bezeichnung Bodenzellen (Fig. 313 *b*; 314 *A.Pf.* u. *J.Pf.*) belegt und sitzt auf der L. basilaris auf, an die es angekittet ist. Der Kopf ist kolbig und am Innenpfeiler mit einer pfannenartigen Vertiefung versehen. Die Pfeiler beider Reihen, der inneren und der äufseren, entsprechen einander an Zahl nicht genau, da die Innenpfeiler zahlreicher sind (cf. S. 411). Die hintereinander stehenden Pfeiler berühren sich mit Kopf und Fufsteil, so dafs in der Mitte, d. h. zwischen den Körpern je zweier Pfeiler eine Spalte bleibt. Die Fufsteile der

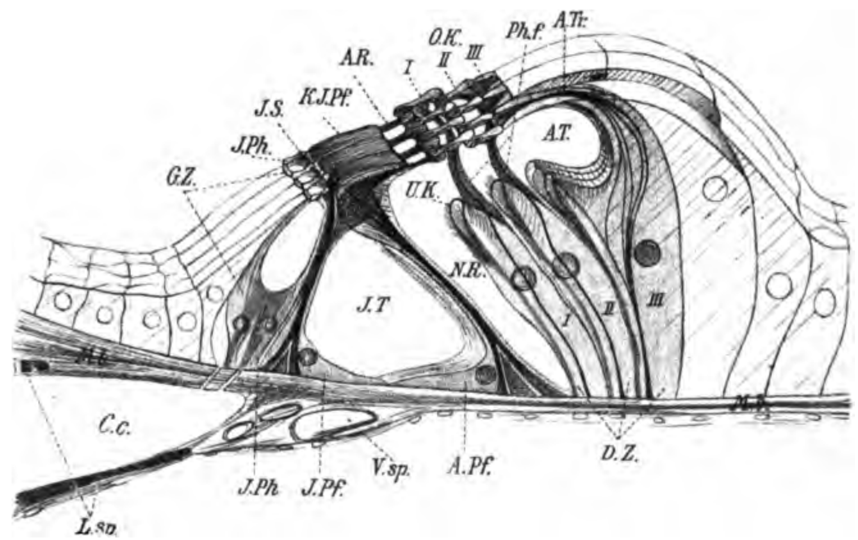


Fig. 314. Schema des Stützapparates für die (in der Abbildung fortgelassenen) Haarzellen des Cortischen Organs (apicaler Typus); ausgestützter und verstärkter Tragbalken schwarz, basale Stützfasern für die Haarzellen rot, Stützzellen grau, allgemeines Zellager weifs. (Held.)
M.b. Membrana basilaris. *I, II, III, D.Z.* 1., 2., 3. Reihe der Deitersschen Zellen. *A.Pf.* Äufsere Pfeilerzelle. *V.sp.* Vas spirale. *J.Pf.* Innere Pfeilerzelle. *J.Ph.* Innere Phalangenzelle. *L.sp.* Lamina spiralis ossea. *C.c.* Canalis Nervi cochlearis. *G.Z.* Grenzzellen. *J.S.* Innenschnabel der inneren Pfeilerzellen. *K.J.Pf.* Kopfplatten der Innenpfeilerzellen. *A.R.* Aufsenruder der äufseren Pfeilerzellen. *O.K.* Obere Köpfe der Deitersschen Zellen der 1., 2. und 3. Reihe. *U.K.* Unterer Kopf der 1. Deitersschen Zelle. *Ph.f.* Phalangenfortsätze der 1. und 2. Deitersschen Zellreihe. *A.Tr.* Äufserer Tragbogen. *A.T.* Äufserer Tunnel. *N.R.* Nuelscher Raum. *J.T.* Innerer Tunnel.

Pfeiler beider Reihen, wovon die der einen an der äufseren Grenze der Zona perforata, die der anderen auf der Zona tecta stehen, sind 60 bis 70 μ voneinander entfernt. Nach oben sind die Pfeiler wie Dachsparren gegeneinander geneigt und verbinden sich mit den Kopfenden miteinander, und zwar derart, dafs der Aufsenpfeiler mit einer konvexen Fläche in eine konkave des Innenpfeilers, also wie ein Gelenkkopf in eine Gelenkpfanne eingreift. So entsteht ein Bogen. Indem nun die Bogen aneinander anschliefsen, bilden sie einen Tunnel (den inneren oder Cortischen Tunnel, Fig. 314 *J.T.*), der mit Flüssigkeit gefüllt ist. Am Kopfende besitzt jeder Pfeiler eine mit der Lamina basilaris annähernd parallel (mit geringer Divergenz nach der Aufsenwand des

Ductus cochl.) gestellte Kopfplatte, an die sich die Lamina reticularis (S. 415) befestigt. Am Innenpfeiler kommt aufser der Platte noch ein nach innen gerichteter, zugespitzter Fortsatz (Innenschnabel, Held, Fig. 314 *J. S.*) vor, welcher, zwischen die Köpfe der inneren Haarzellen vorspringend, im Verein mit den Endflächen der Köpfe von den inneren Phalangenzellen und den Grenzzellen (Held) den Tragapparat für die Köpfe der inneren Haarzellen bildet.*)

Die Pfeiler, welche man mit Saite (äufsere) und Bogen (innere) verglichen hat, sind modifizierte Zellen, welche sich ursprünglich im Tunnelraum berühren**). Sie nehmen, weil der Duct. cochl. gegen die Kuppel weiter wird, gegen diese an Länge zu. Damit steigert sich auch die Spannweite der Bögen.

Die gröfsere Zahl der Pfeiler der Innenreihe gegenüber der der Aufsenreihe (b. M. 6000 : 4500, Waldeyer) bedingt es, dafs der Kopfteil der Aufsenpfeiler oft 2, ja sogar 3 Innenpfeiler berührt.

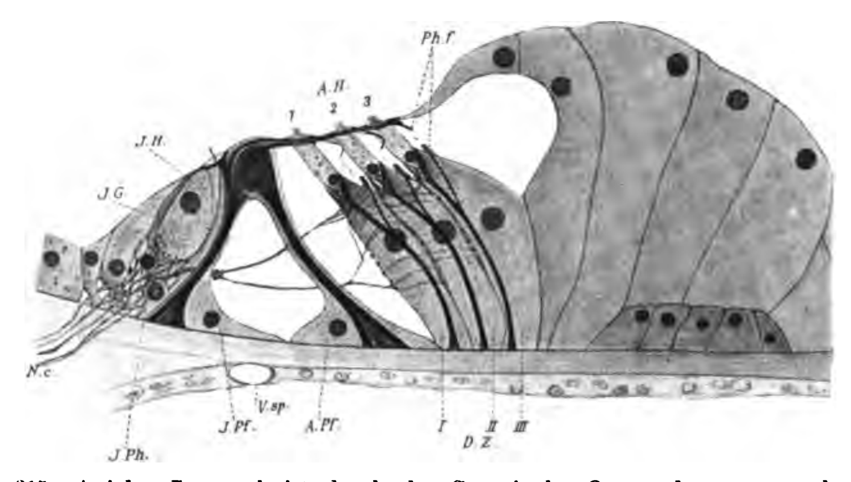


Fig. 315. Axialer Längsschnitt durch das Cortische Organ des ausgewachsenen Meerschweinchens. (Held.) 1. Windung (basaler Typus).

I, II, III, D.Z. Deiterssche Zellen der 1., 2., 3. Reihe vom basalen Typus. *A.Pf.* Äufsere Pfeilerzelle. *V.sp.* Vas spirale. *J.Pf.* Innere Pfeilerzelle. *J.Ph.* Innere Phalangenzelle. *N.c.* Nervus cochlearis. *J.G.* Innere Grenzzelle. *J.H.* Innere Haarzelle. *1, 2, 3 A.H.* Äufsere Haarzelle der 1., 2., 3. Reihe. *Ph.f.* Phalangenfortsatz von *III D.Z.*

2. Die Haarzellen. Beiderseits (aufsen und innen) schliefsen sich an die Pfeilerreihen (also aufserhalb des Tunnels) Zellen an, welche als Endorgane des N. cochl. anzusehen sind. Diese Neuroepithelien tragen an ihrer Stirnseite ein Haarbüschel. Je nach ihrer Lage werden sie als äufsere oder innere Haarzellen bezeichnet. Die äufseren, die an der Aufsenseite des äufseren Pfeilers stehen, bilden drei (beim Menschen und u. a. beim Hunde [cf. S. 416] vier) durch je eine korrespondierende Phalanx Deitersscher, als Stütze dienender Zellen getrennte Reihen, die inneren dagegen nur eine einzige Zellreihe. Insgesamt beläuft sich beim Menschen die Zahl der äufseren Haarzellen ca. auf 18000, die der

*) H. Held, l. c. 22.

**) H. J. Czinner u. V. Hammerschlag, Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien 106, III, 291. 1897.



inneren auf 3300*). Die Zellen jeder Reihe sind in der Kerngegend scheinbar zu einer zusammenhängenden Masse untereinander verbunden.

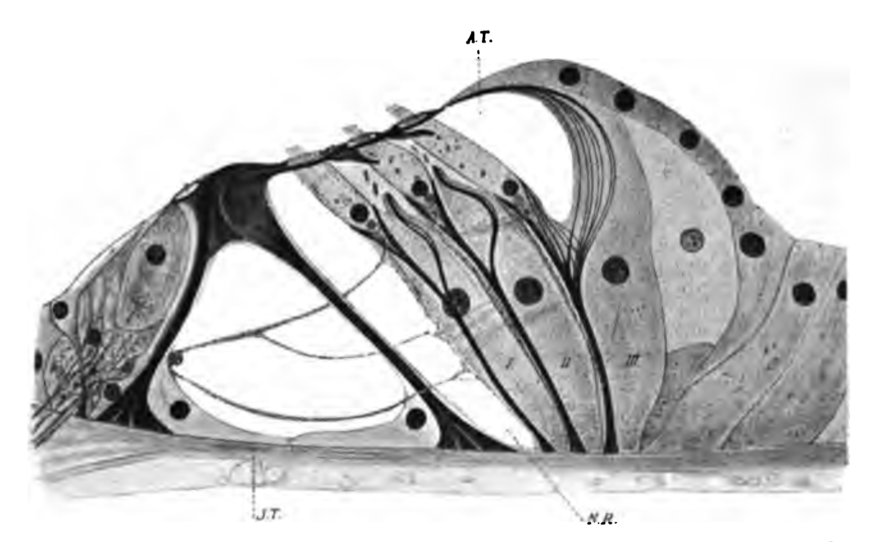


Fig. 316. Axialer Längsschnitt durch das Cortische Organ des ausgewachsenen Meerschweinchens. (Held.) 2. Windung.

A.T. Äufserer Tunnel. *I*, *II*, *III* Deiterssche Zellen der 1., 2., 3. Reihe. *N.R.* Nuelscher Raum. *i.T.* Innerer Tunnel.

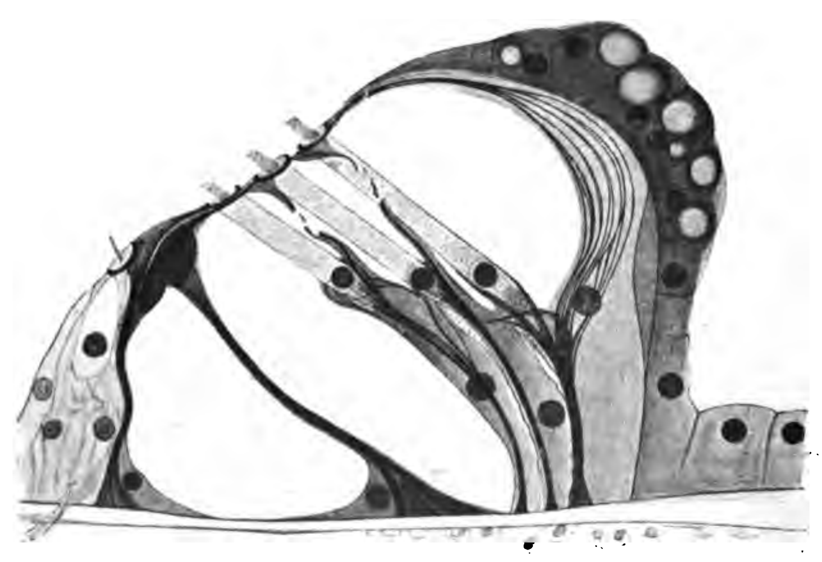


Fig. 317. Axialer Längsschnitt durch das Cortische Organ des ausgewachsenen Meerschweinchens. (Held.) 3. Windung.

Die äufseren oder inneren Haarzellen der 1. und 2. Windung (der Meerschweinchenschnecke) ähneln bei der einige Minuten post mortem erfolgenden Untersuchung in

*) W. Waldeyer, l. c. 960.

Humor aqueus glashellen Schläuchen*), deren Form bei den inneren (Fig. 315 *J.H.*) an eine vollgesogene Zecke erinnert. Die äufseren sind umgekehrt in die Deitersschen Zellen eingesteckten Kerzen vergleichbar (Fig. 315 *A.H.* *1*, *2*, *3*), deren glatte, mit einem Haarkranz versehene Fläche der Membrana tectoria zugekehrt und in den Öffnungen der Membrana reticularis befestigt ist, während das konische, der Membrana basilaris zugewendete Ende von den Stützkelchen**) der Deitersschen Zellen (Fig. 314 *U.K.*) [Zangenbecher, Katz***), Verbindungsstiele, Deiters†)] nach Art eines Kerzenhalters umfafst wird. Sämtliche Haarzellen sind mit einer nirgends durchbrochenen Zellmembran ausgestattet, welche bei den inneren eine dünne, bei den äufseren eine besonders starke Beschaffenheit aufweist. Der Kern besteht aus vollkommen klarem, von einer Kernmembran eingefafsten Nucleoplasma, das nach einiger Zeit Trübungen erkennen läfst, allerdings etwas später als das Cytoplasma, welches bereits nach 20 Minuten ebenso wie nach Anwendung von Fixierungsmitteln

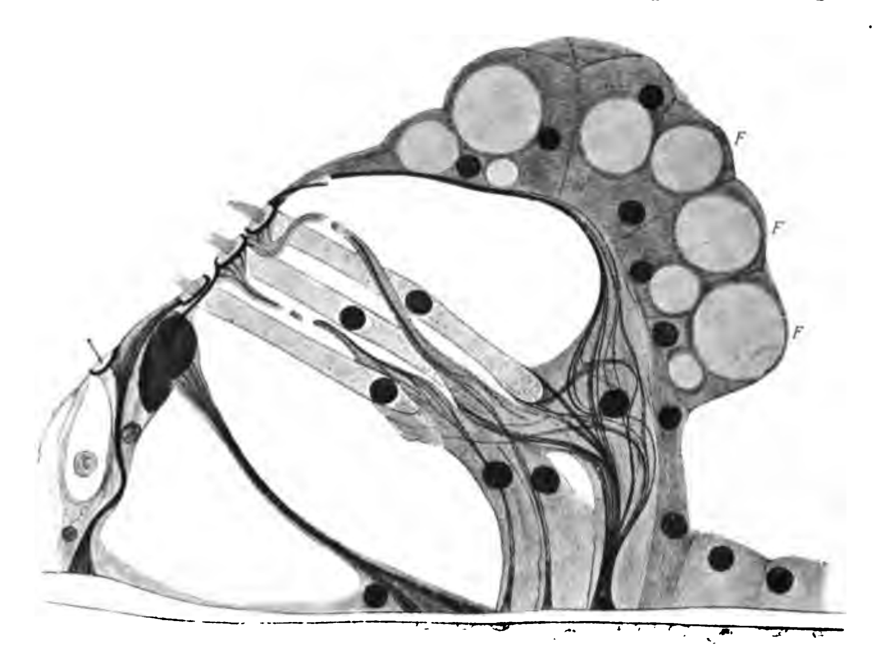


Fig. 318. Axialer Längsschnitt durch das Cortische Organ eines ausgewachsenen Meerschweinchens. (Held.) 4. Windung (apicaler Typus). *F*, *F*, *F* Fettzellen.

fein granuliert erscheint (Gerinnungsstruktur). Weitere Veränderungen führen zu Quellungen der Körner und Bildung von Ringgranulis. Bei den Haarzellen der 3. und 4. Windung (Fig. 317 u. 318) findet sich neben einer gegenüber der Länge der Haarzellen der 1. Windung bis zum Sechsfachen (in der 4. Windung) zunehmenden Länge konstant eine meist über dem Kern, in der Richtung nach der Membr. retic. hin gelegene Vacuole (Fig. 325), deren Inhalt homogen oder feinkörnig gerinnt (von Retzius als Hensenscher Körper beschrieben), und eine aus glänzenden, parallelen oder spiralig gebogenen Fasern bestehende Einlage vor, welche sich bis zum Kern erstreckt, aus welcher bei der Fixierung oder durch postmortale spontane Veränderung nach Helds Auffassung††) durch Schrumpfung der Hensensche Spiralkörper (Fig. 324) entsteht.

Die Anordnung der in der Zahl von 10—12 vorhandenen Haare auf dem Kopfende der Haarzellen entspricht bei den inneren einem nach aufsen leicht konvexen

*) H. Held, l. c. 59.
**) H. Held, l. c. 35.
***) L. Katz, Monatsschr. f. Ohrenheilk. 22. 1888.
†) Deiters, Zeitschr. f. wissensch. Zool. **10**, 1. 1860.
††) H. Held, l. c. 60.

Bogen, bei den äufseren der Form einer Mondsichel (Fig. 319 *A. H.*). Die Haare selbst lassen sich mit einem nicht gefiederten Pfeil vergleichen, dessen sehr feine Spitze der oberen cuticularen Platte der Haarzellen eingefügt ist. Der verbreiterte Teil der Haarspitze ist in tingierten Präparaten meist dunkel gefärbt und hebt sich von dem meist ungefärbt bleibenden, längeren Haarschaft scharf ab. — Die Länge der Haare wechselt. Zu Anfang der basalen Windungen sind jene der inneren Haarzellen beträchtlich länger wie die der äufseren *); unter den äufseren sind aber wiederum die Haare der 1. Reihe kürzer wie diejenigen der 2., und diese wiederum kürzer wie diejenigen der 3. Reihe. Diese Zunahme der Haarlänge bei den äufseren Haarzellen von der 1. bis zur 3. Reihe gilt für alle Windungen, und zwar so, dafs die Haarlänge der einzelnen Reihen mit der Windungshöhe des Cortischen Organes wächst, während der Unterschied der Haarlängen in den drei äufseren Zellreihen untereinander im allgemeinen relativ gleichbleibt **).

3. Stützzellen der Neuroepithelzellen.

a) Stützzellen der inneren Haarzellen. Zu diesen rechnet Held die inneren Phalangenzellen (Fig. 314 *J. Ph.*) und die Grenzzellen (Fig. 314 *G. Z.*). Beide umfassen die zugehörige innere Haarzelle derart, dafs diese bis auf die mit den Haaren besetzte Kopfplatte von den genannten Stützzellen, deren Füfse auf der Zona perforata der Membrana basilaris aufsitzen, umgeben wird. Da die korrespondierende Haarzelle bei weitem nicht an die Membrana basilaris heranreicht, bleibt zwischen dem bauchigen Ende der Haarzeile und der erwähnten Membran ein Raum, welcher je zur Hälfte von der den Kern einschliefsenden protoplasmatischen Verdickung der Stützzellen ausgefüllt ist, wohingegen die schmalen Streifen der Stützzellen die Haarzelle von der axialen und der nach den inneren Pfeilerzellen zugekehrten Fläche umfassen. Die beiden Stützzellen sind demnach in ihrer allgemeinen Form Spiegelbilder, da die verdickten, der Haarzelle als Basis dienenden Zellteile einander zugewendet sind. Held bezeichnet nun die an der Seite der inneren Pfeilerzelle, zwischen dieser und der inneren Haarzelle gelegene Stützzelle als innere Phalangenzelle, und die in der Richtung der Schneckenachse der Haarzelle (von innen) anliegende Stützzelle als Grenzzelle. — Die Kopfenden der inneren Haarzellen (Fig. 319 *J. H.*) werden von einem Aufhängeapparat umfafst (Lamina reticularis interna), welcher gebildet wird 1. von dem axialen Rand der Innenpfeilerköpfe (Fig. 319 *J. Pf.*), denen 2. die querovalen Kopfplatten der Grenzzellen (Fig. 319 *G. Z.*) gegenüberstehen. 3. Die seitlichen Begrenzungen der zur Aufnahme der Haarzellen bestimmten Öffnung entstehen durch das Anschliefsen der als Innenschnäbel (Fig. 314 u. 319 *J. S.*) bezeichneten, zwischen je zwei Haarzellen eingeschobene Fortsätze der Kopfplatten der Innenpfeilerzellen an die in der Verlängerung der Innenschnäbel liegenden Kopfplatten der inneren Phalangenzellen (Fig. 314 u. 319 *J. Ph.*).

b) Der basale Stützapparat der äufseren Haarzellen ist insofern einfacher gebaut als der für die inneren Haarzellen bestimmte, als hier nur je eine Stützzelle, die Deiterssche Zelle ***) (Fig. 314 *D. Z.*), die abgerundete Basalfläche der zugehörigen äufseren Haarzelle umfafst. Deiters war zwar der Meinung, dafs die äufseren Haarzellen durch einen direkten, von der Haarzelle ausgehenden Fortsatz, den „Verbindungsstiel“, an die Membrana basilaris angeheftet sei, indes wurde die Bedeutung des „Verbindungsstiels“ als eines integrierenden Teils der Deitersschen Zellen von Katz†) erkannt und die K.sche Ansicht von Held als zutreffend bestätigt. Dafs der „Verbindungsstiel“ keinen eigenen Haarzellenfortsatz darstellt, geht daraus hervor, dafs das konische Haarzellenende in dem Stützkelch der Deitersschen Zelle überall nachweisbar ist (Fig. 323). Dieser Stützkelch, von Held auch als unterer Kopf ††) bezeichnet (Fig. 314 *U. K.*), springt etwas über der Mitte der von der Membrana basilaris bis zur Membrana reticularis reichenden Deitersschen Zelle axialwärts vor. Er zeigt eine stumpfkonische Form und eine dem eingesenkten unteren Haarzellenteil entsprechende, trichterförmige Vertiefung, welche seitlich axial tief eingeschnitten ist, so dafs der ganze, mit besonderen Stützfasern und einem Einfassungsring versehene Rand des unteren Kopfes einem, seiner Aushöhlung entsprechenden, rockkragenförmigen Ausschnitt zu vergleichen ist, aus welchem wie ein Hals die Haarzelle hervorkommt. Die am Kelche divergierenden Stützfasern schliefsen sich nach abwärts in einen Stiel zusammen, der sich mit den vom oberen Kopf herkommenden Fasern vereinigt, einen dicken Faserstab bildend, welcher mit einem konisch verbreiterten Fufs der Membrana basilaris angefügt ist.

*) G. Retzius, l. c. 292.
**) H. Held, l. c. 62.
***) Deiters l. c. und Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea der Schnecke. Bonn 1860.
†) L. Katz, l. c.
††) H. Held, l. c. 36.

Der obere Kopf der Deitersschen Zelle steht mit dem unteren durch den sog. Phalangenfortsatz (Fig. 314 u. 323 *Ph.f.*) in Verbindung und trägt mit seiner Kopfplatte zur Bildung der Membrana reticularis bei.

4. Die Membrana reticularis Henle*), cochleae, Kölliker**), Lamina reticularis externa Held***) (Lamina reticularis) (Fig. 314 *K.J.Pf.* — *O.K.III* u. 319 *D.i.T.* — *III*), eine durch die Kopfplatten der inneren und äufseren Pfeilerzellen und die oberen Köpfe der

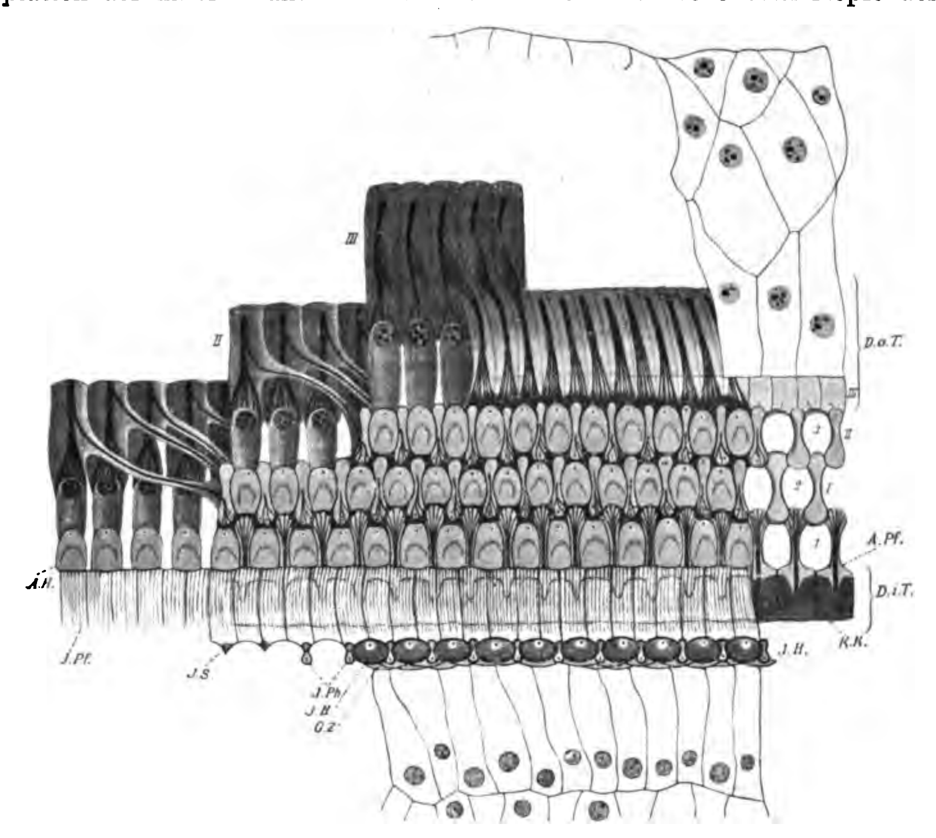


Fig 319. Membrana reticularis der 2. Windung (Meerschweinchen); darunter gelegene Zellelemente des Cortischen Organs in verschiedener Tiefenanordnung bei einer von links nach rechts aufsteigenden Schichteinstellung dargestellt. (Held.)
1—3 Äufsere Haarzellenlücken. *I—III* Deitersache Zellen. *D.a.T.* Decke des äufseren Tunnels. *A.Pf.* Äufsere Pfeilerzellen. *D.i.T.* Decke des inneren Tunnels. *K.K.* Kopfkörper der äufseren Pfeilerzellen. *J.H.* Innere Haarzellen. *G.Z.* Grenzzellen. *J.Ph.* Innere Phalangenzelle. *J.S.* Innenschnabel der inneren Pfeilerzellen. *J.Pf.* Innere Pfeilerzellen. *A.H.* Äufsere Haarzellen der 1. Reihe.

3 resp. 4 Reihen der Deitersschen Zellen gebildete Cuticularschicht, hält die äufseren Haarzellen (Fig. 319 *1—3*, Lücken der äufseren Haarzellen) in der Lage, indem sie deren Kopfplatten derart umschliefst, dafs hierdurch Öffnungen für die Haarbüschel der Haarzellen entstehen. Sie ist also gewissermafsen als ein Netz zu betrachten, dessen Maschen aus ring-

*) J. Henle, l. c. 842.
**) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre.
***) H. Held, l. c. 23.

förmigen Gliedern [Ringe, Böttcher*)] resp. biskuitförmigen oder fingergliedähnlichen Feldern [Phalangen, Deiters**)] bestehen, die zwischen den mit einer Cuticula versehenen Stirnseiten der Haarzellen liegen und sich an deren Rande, d. h. an der Basalseite der Haarbüschel befestigen. Die Lamina reticularis entspringt an den Kopfplatten der Pfeiler in der Weise, dafs die distalen Ränder der langen Kopfplatten der Innenpfeilerzellen (Fig. 319 *J.Pf.*) mit den Aufsenrudern der äufseren Pfeiler (den ruderähnlichen horizontalen Fortsätzen der den Aufsenpfeilern angehörigen Köpfe, Fig. 319 *A. Pf.*) Öffnungen für die erste Reihe der äufseren Haarzellen (Fig. 319 *1*) bilden, deren distaler Abschlufs durch die axialen Ränder der zu den oberen Köpfen der ersten Reihe der Deitersschen Zellen gehörigen Kopfplatten dadurch hergestellt wird, dafs sich der axiale Teil der ersten Phalangen (Fig. 319 *I*) zwischen je zwei Aufsenruderplatten (Fig. 319 *A.Pf.*) einschiebt. Die seitlichen in der Richtung der Spiralwindungen gelegenen Begrenzungen liefern die schmalen Teile der Aufsenruder. — An der Zusammensetzung der Ringfassungen für die zweite äufsere Haarzellenreihe (Fig. 319 *2*) beteiligt sich 1. das Aufsenruder des äufseren Pfeilers (es bildet den axialen Rand, Fig. 319 *A.Pf.*), 2. die Kopfplatte des oberen Kopfes der zweiten Deitersschen Zellreihe (den distalen Rand bildend, Fig. 319 *II*), 3. die Kopfplatten der oberen Köpfe der ersten Deitersschen Zellreihe (welche mit ihrem verschmälerten mittleren Teil die Abgrenzung in der Spiralwindungsrichtung herstellen, Fig. 319 *I*). — Die Lücken für die dritte Reihe der äufseren Haarzellen (Fig. 319 *3*) liegen zwischen den einander gegenüberstehenden schmalen Rändern einer ersten Phalange (deren distaler Kopfteil den axialen Rand der dritten Ringgruppe bildet) und dem durch den rechteckigen Schlufsrahmen geradlinig begrenzten oberen Kopf der dritten Deitersschen Zelle hergestellten distalen Rand sowie den einander zugewandten Längsseiten der zwei Phalangen. — Die Kopfplatten der oberen Köpfe der dritten Deitersschen Zellreihe (die Schlufsrahmen) sind nicht biskuitförmig, sondern oblongenförmig gestaltet (von der Oberfläche gesehen), und es berühren sich die Seitenränder jener Schlufsrahmen direkt, sofern nicht zwischen ihnen eine vierte Reihe von äufseren Haarzellen, wie z. B. beim Hund, auftritt. Sonst bildet, wie bei Meerschweinchen und Maus, diese dritte Reihe von Deitersschen Zellen den Schlufs in dem netzartigen Konglomerat der sog. Membrana reticularis, welches durch die in die Lücken wie in Rähmchen (Kopfreifen) eingefügten Köpfe der Haarzellenreihen ausgefüllt wird.

Die Form der Phalangenfortsätze der dritten Deitersschen Zellreihe verhält sich in den basalen Windungen der Schnecke etwas anders als an der Spitze. Während für den basalen Typus des Cortischen Organs eine nur mäfsige, in distaler Richtung konvexe Krümmung fast parallel der Krümmung der Phalangenfortsätze der 1. und 2. Deitersschen Zellen charakteristisch ist (Fig. 315, besonders 316), läuft beim apikalen Typus des Cortischen Organs das in den Phalangenfortsatz sich abzweigende Stützfasersystem (Fig. 321 u. 323 *St.*) des im Zellkörper gelegenen „Retziusschen Fadens“ in weiter halbkreisförmiger Krüm-

*) Böttcher, Virchows Arch. 17, 243. 1859.
**) Deiters, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 10. 1860.



mung (Fig. 318) in den Schlufsrahmen (oberen Kopf) der 3 Deitersschen Zellgruppen aus. Jenen zwischen den Phalangenfortsätzen der 2. und 3. Reihe der Deitersschen Zellen gelegenen endolymphatischen Raum bezeichnet Held*) als äufseren Tunnel (Fig. 314 u. 316 *A. T.*), die kanalartigen Räume zwischen äufseren Cortischen Pfeilern und 1. Reihe Deitersscher Zellen und 1. und 2. Reihe, von denen der erstere der weitere ist, als Nuelsche Räume (Fig. 314 u. 316 *N. R.*).

Nach aufsen von den äufsersten Deitersschen Zellen, letztere von aufsen bedeckend, folgen zylindrische und pyramidenförmige, beim Meerschweinchen in den apikalen Windungen mit grofsen Fetttropfen gefüllte Zellen (äufsere Deckzellen oder Hensensche Stützzellen***) (Fig. 313 *e'*), die an Höhe bald abnehmen und in das Epithel der Zona pectinata übergehen, deren niedrigere, aber breite, helle, polygonale Zellen (Claudiussche Zellen, Fig. 313 *f'*) von Claudius†) als Parenchymzellen der Spiralplatte beschrieben wurden. Diese nehmen wieder bis zu einer durch eine Vene (Vena prominens) bedingten, Prominentia spiralis genannten Erhöhung der Aufsenwand des Schneckenkanales etwas an Höhe zu.

5. Die Membrana tectoria Claudius (Membrana Corti, Kölliker) (Fig. 312 *f* u. 313 *o*) reicht von dem Ursprunge der Reifsnerschen Membran bis zum Beginn der Hensenschen Zellen††). Sie entspringt an der oberen Fläche der knöchernen Spiralplatte, resp. den Huschkeschen Zähnen und deckt den Haarbesatz der Haarzellen, welcher mit seinen Spitzen der Unterfläche der Membrana Corti anhaftet (Fig. 320 ***M. t.***). In frühen Entwicklungsstadien liegt die Cortische Membran (bei Katze und Meerschweinchen untersucht) den beiden durch die Pfeilerzellen getrennten Epithelwülsten, aus denen sich innere Stütz- und Haarzellen und äufsere Phalangenzellen entwickeln, direkt auf, ausschliefslich zunächst den Raum für den Sulcus spiralis internus freilassend, bis der Cilienbesatz aus den Haarzellen allmählich herauswachsend, die aufliegende Membran von ihrer Unterlage empordrängt†††). Sie ist ziemlich resistent gegen Reagenzien und erscheint etwas gefasert. Ihre obere Seite ist weich, die untere erscheint härter. Das Ganze ist eine Cuticularbildung. Im embryonalen Zustand färbt sich die Membran bei Behandlung mit Osmiumsäure auffällig dunkel, bei erwachsenen Tieren nur mehr oder weniger gelb*†).

An dieser Membran hat man 3 Zonen unterschieden: die strukturlose, unebene Innenzone, die an den Huschkeschen Zähnen liegt; die mittlere freie und die äufsere auf den Zellen liegende, an der 1.—2. Hensenschen Stützzelle endende Zone. Die beiden letzteren erscheinen aus radiär und wellig verlaufenden faserigen Formelementen aufgebaut und vestibulär noch von einem Netz hyaliner Fäserchen bedeckt. Die zweite Zone ist dicker als die äufsere, welche gallertig, weich und elastisch erscheint*††).

---

*) H. Held, l. c. 32.

**) Nuel, Arch. f. mikrosk. Anat. 8; Mémoires cour. et mém. des savants étrangers publ. par l'Acad. Roy. de Belgique. 1878.

***) V. Hensen, Zeitschr. f. wissensch. Zool. **18**, 481. 1863.

†) M. Claudius, Zeitschr. f. wissensch. Zool. **7**, 154. 1856.

††) H. J. Czinner und V. Hammerschlag, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissenschaften Wien **106**, III, 312. 1897.

†††) Czinner u. Hammerschlag, l. c. 308.

*†) Czinner u. Hammerschlag, l. c 294.

*††) Böttcher, Krit. Bem. u. neue Beitr. z. Lit. d. Gehörlabyr. Dorpat 62. 1872.

Die Knochenmasse der Schnecke ist an der Innenfläche (der gegen die Hohlräume gekehrten Wand) kompakt, spröde, arm an Zellen. Die Lamina spiralis ist mehr porös und enthält etwas Mark. Der Modiolus besteht aus bröckligem und lockerem Knochengewebe, in welchem ebenfalls Mark vorkommt.

Der Periost ist reich an elastischen Fasern und im Schneckengang mit Endothel bekleidet. In seinem Bindegewebe kommen vielfach sternförmige, bräunliche Pigmentzellen vor.

Die Membrana tympani secundaria besteht aus festem Bindegewebe und ist nach der Paukenhöhle hin mit Plattenepithel überzogen. Sie baut sich aus einer Membrana propria, einem äufseren und inneren Bindegewebs- und einem Epithelüberzug auf*).

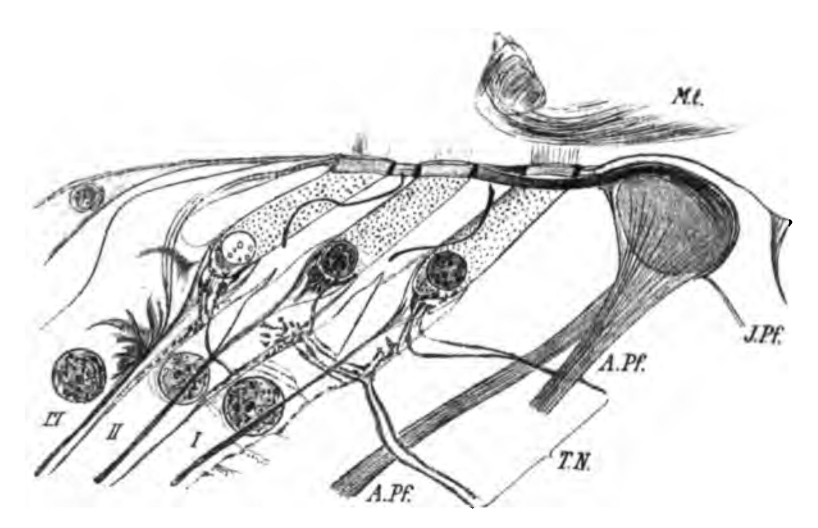


Fig. 320. Axialer Längsschnitt der 2. Windung (Meerschweinchen). Region der äufseren Haarzellen mit Nervenendigung. Neurosomenfärbung. (Held.)
I—III Deiterssche Zellen. *M.t.* Membrana tectoria. *J.Pf.* Innere Pfeilerzellen. *T.N.* Tunnelnerven. *A.Pf.* Äufsere Pfeilerzellen.

Die Umrandung des ovalen Fensters des Vorhofs ist mit einem hyalinen Knorpel ausgestattet. An diesem Randknorpel inseriert sich eine hauptsächlich elastische Faserlage, welche die Öffnung schliefst und sich am Fufse des Steigbügels befestigt. An einer kleinen Knochenleiste am Paukenhöhlenrande der Fen. ovalis entspringt der M. fixator baseos stapedis. Er besteht aus glatter Muskulatur und befestigt sich zwischen Steigbügelplatte und Steigbügelschenkel [Rüdinger**)].

Die Nerven des Labyrinths stammen vom N. acusticus. Dieser spaltet sich im Grunde des inneren Gehörgangs in den N. vestibuli und N. cochleae. Ersterer teilt sich in drei Zweige, welche die Säckchen und die Bogengänge versorgen. Der N. cochleae gibt zunächst einen Zweig zum Sacculus ab, verläuft dann in der Spindel in dem Canalis centralis modioli nach oben bis zur Kuppel der Schnecke. Auf diesem Wege sendet der Nerv fortwährend Bündel resp. Faserbüschel in die Lamina spiralis ossea. Vom Modiolus strahlen die Fasern dieser Büschel fächerartig aus und verlaufen radiär zwischen den beiden Lamellen des Spiralblattes zur Lamina basilaris. Sie bilden, indem sie untereinander anastomosieren, ein Geflecht mit reichlich eingelagerten, bipolaren Ganglien-

*) Weber-Liel, Monatsschr. f. Ohrenheilk. Nr. 1, 4, 6. 1876.
**) S. Rüdinger, Strickers Handb. 2, 912. 1872.

zellen (Zona ganglionaris s. Habenula ganglionaris Corti*), Fig. 307 g). Das eigentliche Ganglienlager (Gangl. spirale) liegt zwischen den Faserbündeln der Spindel und der Spirallamelle, an der Peripherie des Modiolus in einem Kanale, den Henle**) den Spiralkanal (Canalis spiralis modioli Rosenthal) nennt. Die aus dem Plexus entspringenden Fasern werden nach aufsen immer feiner und verlieren ihr Mark an der Austrittsstelle aus der Lamina spiralis ossea (Habenula perforata). Diese marklosen Fasern (nackten Achsenzylinder) treten durch regelmäfsig gestellte Spalten, die sich im Anfangsteil der Lamina spiralis membranacea befinden (Zona perforata, S. 408), in die Papilla spiralis ein. Die von der

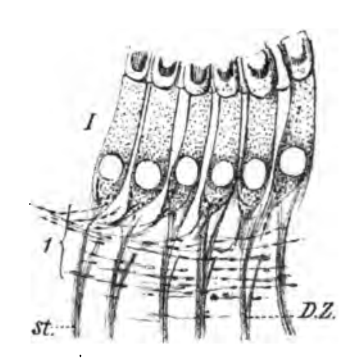


Fig. 321. Äufsere Haarzellen der 2. Windung (Meerschweinchen) in situ mit Nervenplexus. Eine halbe Stunde post mortem in Humor aqueus untersucht. (Held.)

I Haarzellen der 1. äufseren Reihe. *1.* Erster äufserer Spiralplexus. *St.* Stützfäden der Deitersschen Zellen. *D.Z.* Deitersschen Zellen.



Fig. 322. Querschnitt durch die unteren Köpfe der 1. Deitersschen Zellen d. 2. Windung (Meerschw.) mit den im Zentrum sichtbaren Neurosomenendfüfsen der Haarzellenböden. (Held.) *a* Stützkelch. *b* Quergetroffene Fasern des Stützkelches an der Peripherie der runden Haarzellenböden.

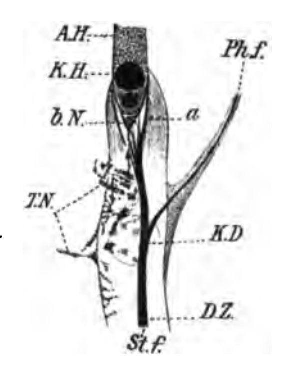


Fig. 323. Nervenendigung an einer äufseren Haarzelle in situ. Stützfaserfärbung an der Deitersschen Zelle (1. Reihe, 2. Windg., Meerschweinchen, Held). *Ph.f.* Phalangenfortsatz. *a* Stützkelch. *K.D.* Kern der Deitersschen Zelle. *D.Z.* Erste Deiterssche Zelle. *St.f.* Stützfaden zu *a* u. *Ph.f.* *T.N.* Tunnelnerven. *b.N.* basaler Nervenhügel. *K.H.* Kern der Haarzelle. *A.H.* Erste äufsere Haarzelle.

Habenula perforata herkommenden marklosen Nervenfäserchen des N. cochleae erscheinen nach Helds Präparationsmethode unabhängig von den stellenweise vorhandenen gewöhnlichen Varikositäten mehr oder weniger dicht granuliert (Fig. 321). Sie bilden sukzessive das Cortische Organ radiär durchquerend 1. den inneren Spiralstrang mit den Endigungen für die inneren Haarzellen (Fig. 315 *N. c.*), 2. den Tunnelstrang, 3. die radiären Tunnelnerven (Fig. 320 *T. N.*), 4. die äufseren Spiralnervenzüge an und zwischen den Deitersschen Zellen mit den Endigungen für die äufseren Haarzellen. — Der innere Spiralstrang besteht aus einem diffusen Plexus von Nervenfädchen, aus dem granulierte Fäserchen hervorgehen, welche die inneren Haarzellen erreichen und dieselben im unteren Drittel mit Neuritenprotoplasma

*) J. Henle, l. c. 807 (Ganglion spirale, Kölliker).
**) J. Henle, l. c. 802.

haufenweise bedecken, ohne wie bei den Haarzellen der Macula und Crista eine vollständige Einhüllung zu bilden. — Die Nerven, welche zwischen den inneren Pfeilerzellen dicht über deren oberem Fufsende in den inneren Tunnel gelangen, verhalten sich bei den verschiedenen Tieren etwas verschieden. Bei Katze, Maus und Meerschweinchen gehen sie im allgemeinen als rein radiäre Tunnelnerven zunächst in die Reihen der Deitersschen Zellen hinein. Nur beim Hund findet eine überwiegende Anordnung dieser Tunnelnerven zu spiralig abgebogenen und oft in dieser Richtung noch verzweigten Nervenfaserzügen (Tunnelstrang) statt, welche dann in langen Kurven in die faserreichen äufseren Spiralnervenzüge umbiegen.*) Letztere fallen auf axialen Längsschnitten als „Körnerreihen zwischen den Deitersschen Zellen“ auf. Die letzten Endfasern, welche zu den basalen Flächen der äufseren Haarzellen hinziehen, entsprechen teils als Kollaterale der äufseren Spiralnerven, teils umbiegenden Endfasern der-

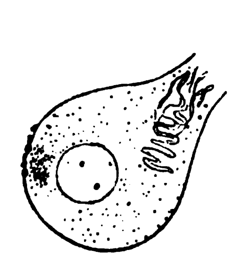


Fig. 324. Veränderte u. aufgeblähte Haarzelle. Bildung des Hensenschen Spiralkörpers aus der Fasereinlage. 1 Std. p. mort. Meerschw. 3. Windg. (Held.)

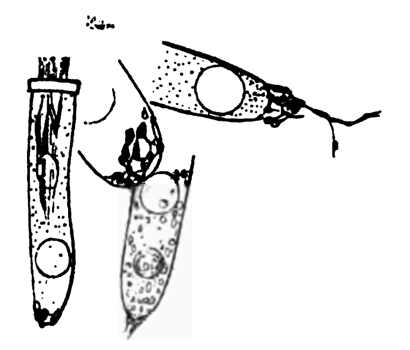


Fig. 325. Unveränderte Haarzellen. Links mit Vacuole („Hensenscher Körper“, Retzius) und gerader Form der Fasereinlage (Meerschweinchen, 3. Windung. Held).



Fig. 326. Basalabschnitte (Böden) der Haarzellen mit gestielten und granulierten Nervenendfüfsen (Meerschweinchen, 1. Windung. Held).

selben, welche zu zwei und mehreren durch den der Achse zugekehrten Schlitz im Stützkelch in dessen Nervenraum eintreten. Die terminalen, endbäumchenartig gruppierten Endfasern erscheinen als nicht gleichmäfsige fein granulierte Fädchen, die im Nervenraum in die kurzen, verdickten, stark lichtbrechenden, dicht granulierten Seiten- und Endstücke des Retziusschen Basalkörpers (basalen akustischen Nervenhügels Held, Fig. 323 *b. N.* u. 326) übergehen. Die dreieckigen oder halbmondförmigen glänzenden Gebilde fügen sich schliefslich eng und unmittelbar dem Boden der äufseren Haarzellen an (Fig. 325), von der Fläche gesehen (Fig. 322) eckige oder sternförmige Protoplasmaklümpchen bildend, welche Held an lebensfrischen Cortischen Haarzellen der Meerschweinchenschnecke 10—30 Minuten post mortem bei Untersuchung in Glaskörperflüssigkeit nachzuweisen vermochte.

Die Blutgefäfse des Labyrinths stammen von der Arteria auditiva interna und den Paukenhöhlengefäfsen (Vasa communicantia), verlaufen meist

*) H. Held, l. c. 51.

mit den Nerven und verteilen sich in den verschiedenen Abschnitten des Labyrinths. Die Auditiva interna spaltet sich in die Art. vestibuli und cochlearis. Erstere geht zum Vorhof, letztere zur Schnecke. Durch die Verteilung beider Gefäfse entsteht ein in sich geschlossenes zusammenhängendes Kapillarnetz, welches sich durch das ganze Labyrinth erstreckt, aber an keiner einzigen Stelle zu den Gefäfsen des umgebenden Knochens in Beziehung tritt. Nur in seinem Beginn (im inneren Gehörgang) und an seinem Ende (der Ausmündung der Aquaedukte) verbindet sich der Blutstrom der Auditiva mit dem der Umgebung*).

Die Schneckenarterie bildet viele Anastomosen und liegt besonders im Canalis centralis. Im Modiolus finden sich in den Knochenlücken eigentümliche Gefäfsknäuel. Die Kapillarnetze der Schnecke sind in allen ihren Teilen vorhanden, mit Ausnahme der retikulierten und der Cortischen Membran.

Die Venen sammeln sich in der Schnecke besonders in der Vena spiralis und prominens. Die Abflufsstelle liegt für die Venen der Schnecke (getrennt von der Zuflufsstelle im Canalis centralis) in einem Kanal in der Nähe des Aquaeductus cochleae. Im übrigen verlaufen sie meist mit den Arterien. Sie gehen zum Sinus petrosus superior.

Die Lymphbahnen. Die peri- und endolymphatischen Räume werden als Lymphräume und die Wasserleitungen als Verbindungen dieser mit Lymphgefäfsen aufgefafst. Der den Aquaeductus vestibuli auskleidende, Endolymphe führende Kanal [Recessus labyrinthi Reifsner**), Ductus endolymphaticus, Hasse***), Fig. 306 *R*, S. 399)], entspringt im Vorhofe gabelförmig (mit je einem Ast vom Sacculus und vom Utriculus), verläuft mit seinem unpaaren Teil durch den Aquaeductus vestibuli zur Dura mater und mündet daselbst in einem blinden Sacke (Saccus lymphaticus). — Der Aquaeductus cochleae entspringt im perilymphatischen Raume der Scala tympani und geht zum Subarachnoidealraum und in ein die Vena jugularis begleitendes Lymphgefäfs (Hasse).

*) O. Eichler, Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch., Mathem.-physik. Kl. 18, 311. 1892.
**) E. Reifsner, De auris internae formatione. Dorpat 1851.
***) Hasse, Anat. Stud. H. 4, 765. 1873.

XI.

Das Sehorgan.

Von

Otto Zietzschmann,
Professor in Zürich.

Zum Sehorgan im weiteren Sinne zählt man den mit einem Stiele, dem Sehnerven, versehenen Augapfel (Bulbus oculi), dessen Schutzapparat (die Lider und die Tränenorgane) und dessen Muskeln. Wir haben uns hier nur mit dem Bulbus und dessen Schutzapparat zu beschäftigen.

I. Der Augapfel, das Auge, Bulbus oculi.

Der Augapfel tritt uns in Form einer aus 3 konzentrisch angeordneten Häuten bestehenden Hohlkugel entgegen, welche mit einer weichen Masse und Flüssigkeit angefüllt ist. Die Form des Organes ist streng genommen nicht eine Kugel, sondern es setzt sich aus 2 Kugelabschnitten zusammen, die beide verschiedene Krümmungsradien besitzen und selbst wieder mathematisch unregelmäfsig gebaut sind. Der vordere (lidseitige)*) Abschnitt des Bulbus hat den kleineren Krümmungsradius und ist durchsichtig, der hintere (hirnseitige) den gröfseren und ist undurchsichtig. Der Kugelgestalt am nächsten steht der Augapfel von Hund und Katze; mit zunehmender Gröfse der Tiere werden sich beide fragliche Körper immer unähnlicher; am fernsten steht der genannten Form der Bulbus der Vögel. Die Abweichung von der Kugelgestalt des Gesamtbulbus ist zu suchen einmal in der verschiedenen Länge der einzelnen Augapfeldurchmesser, zum andern in der verschieden starken Krümmung der einzelnen Augapfelsegmente. Die genauen Angaben über die Verhältnisse des Längen- und Querdurchmessers des Bulbus bei unseren Haussäugern finden sich bei Emmert ([70]), Koschel ([149]) und anderen Autoren (s. bei Bayer [21]), ebenso Angaben über das Volumen des Augapfels, über das Verhältnis des Körpergewichts zu dem der Bulbi, sowie über die Volumenverhältnisse einzelner Augapfelteile zum Ganzen.

Am Augapfel, den wir kurzweg mit einer Kugel vergleichen wollen, unterscheiden wir zur leichteren Orientierung folgende Punkte und Richtungslinien. Im Mittelpunkt des vorderen Kugelabschnittes liegt der vordere (lidseitige) Pol, im Mittelpunkt des hinteren der hintere (hirnseitige). Die Gerade, welche beide Scheitelpunkte direkt miteinander verbindet, ist die Augenachse; als Meridiane bezeichnet man Linien, die zwar ebenfalls die Pole miteinander verbinden, die aber aufsen an die Kugelfläche angelegt zu denken sind. Die in der senkrechten und horizontalen Ebene liegenden Meridiane sind die Hauptmeridiane. Eine zur Augenachse im rechten Winkel um die gröfste Breite des Augapfels gelegte Kreislinie nennt man den Äquator. Durch Ebenen, die man sich durch die beiden Hauptmeridiane gelegt denkt, wird der Bulbus in seine Quadranten zerlegt und jeder dieser letzteren durch die Äquatorialebene wieder in einen lidseitigen vorderen und hirnseitigen hinteren

* In Zukunft könnte man vielleicht der Einfachheit halber alles was dem Sehnerven zugewandt liegt, als proximal, was ihm ferner liegt, als distal bezeichnen, ohne dabei auf die Entwicklungsgeschichte Rücksicht zu nehmen.



Abschnitt. Die Quadranten benennt man nach ihrer Lagerung zur Medianebene des Tierkörpers und zu der durch den horizontalen Hauptmeridian des Augapfels gelegten Horizontalen als oberen äufseren, unteren äufseren, oberen inneren, unteren inneren Quadranten. Jeder besitzt aber aufserdem, wie angedeutet, einen vorderen und hinteren Abschnitt, so dafs wir von einem oberen äufseren vorderen Quadranten usw. sprechen können. Alle diese Bezeichnungen sind jedoch für das Auge des Menschen berechnet. Da nun aber bei den Tieren die Augenachsen mehr oder weniger lateral und nicht rein nach vorn gerichtet sind, so müssen diese Bezeichnungen unter Umständen zu Mifsverständnissen Veranlassung geben. Der vordere Pol des menschlichen Auges würde richtiger bei Tieren als lateraler oder corneaseitiger, der hintere als medialer oder hirnseitiger Pol zu benennen sein. Die Bezeichnung aufsen bei Verhältnissen am menschlichen Auge ist im allgemeinen, solange sie sich nicht auf die Lagerung zum Augapfelmittelpunkt bezieht, zu ersetzen durch temporal (lateral), innen durch nasal (medial). Im übrigen gebraucht man ja innen für dem Augeninneren, der Augenachse oder dem Zentrum des Bulbus näher, aufsen für dem Augeninneren ferner gelegen. Andere Bezeichnungen, die hier im allgemeinen nicht mit berücksichtigt werden können, verstehen sich von selbst, wenn man die Richtung der Augenachsen der Tiere in Betracht zieht. Immerhin wird man von gewissen Bezeichnungen der Kürze wegen nicht abgehen können — es sei beispielsweise nur an „sagittal" erinnert —, trotzdem sie für das Auge der Tiere und das Auge der Föten früher Entwicklungsperioden aller Säuger und des Menschen unrichtig sind.

Die Wand der Augapfelblase ist dreischichtig und setzt sich aus der äufseren, mittleren und inneren Augenhaut zusammen. Die erstere, die Tunica externa s. fibrosa, scheidet sich in Cornea und Sclera, die mittlere, die Tunica media s. vasculosa, in Iris, Corpus ciliare und Chorioidea, und die innere, die Tunica interna s. nervosa, wird durch die Retina dargestellt, welche ebenfalls eine Dreiteilung erfährt wie die mittlere. An einem bestimmten Punkte werden äufsere und mittlere Augenhaut von einem Nerven, dem Opticus oder zweiten Hirnnerven, durchbrochen, der sich direkt in die innere Augenhaut fortsetzt.

Der Augapfelinhalt endlich besteht aus dem Glaskörper, dem Corpus vitreum, welcher den gröfseren hinteren, opticusseitigen Raum der Blase ausfüllt, dem Humor aqueus im vorderen, corneaseitigen Abschnitt derselben und aus der Linse, Lens crystallina, welche, kurz gesagt, zwischen beiden eingefügt ist.

Gestaltgebend für den Bulbus (cf. Fig. 327 u. 328) ist die **äufsere Augenhaut,** die Tunica fibrosa, welche allein das Organ vollständig umschliefst, aus einem straffen Bindegewebe besteht und durch den Druck des Augapfelinhaltes gespannt erhalten wird. Die äufsere Augenhaut läfst im vorderen Abschnitt eine deutliche Rinne erkennen, den Sulcus sclerae, welche äufserlich die Trennung zwischen Cornea und Sclera schärfer hervortreten läfst. Die durchsichtige Cornea oder Hornhaut (*a*) bildet die lidseitige kleinere Halbkugel, die undurchsichtige Sclera (*b*) oder sehnige Haut, Lederhaut, die hirnseitige gröfsere. Beide Häute sind, obwohl ihre Grundelemente direkt ineinander übergehen, auch in mikroskopischen Schnitten ziemlich scharf voneinander getrennt und stofsen im sog. Corneal- oder Scleralfalz (*c*) miteinander zusammen. Der Übergang der Bindegewebselemente der einen in die der anderen Haut erfolgt, in Meridionalschnitten gedacht, in Form einer schräggestellten geraden oder etwas nach innen konvexen Linie derart, dafs an der Aufsenfläche der beiden zur Kugel sich vereinigenden Häute die Sclera nach dem vorderen Pol des Augapfels zu die Cornea übergreift; das entgegengesetzte Verhalten zeigt die Cornea an der Innenfläche der Kugel, d. h. hier übergreift die Cornea die Sclera nach hinten. Oder mit anderen Worten: beide Häute sind an ihrem Übergangsteile derartig schräg zum Dickendurchmesser abgeschnitten, dafs der spitze Winkel der Sclera an der äufseren, der spitze der Cornea an der inneren Oberfläche des gedachten Kugelmantels im Meridionalschnitt liegt. In der Nähe des hinteren (hirnseitigen) Poles des Auges durchbohrt der Nervus opticus (*q*) die äufsere Augenhaut, und zwar derartig, dafs die Bündel des Nerven einzeln durchtreten, so dafs die Sclera an dieser Stelle gleichsam siebartig durchbrochen ist; man nennt dies Gebiet der Sclera die Lamina cribrosa (*r*). Die Scheiden des Sehnerven, die von den Scheiden des Gehirns abstammen, gehen direkt in die Augenhäute über; es stellt die Sclera demnach die direkte Fortsetzung der Dura mater des Sehnerven (*t*) und damit derjenigen des Gehirns dar. Aufserdem wird die Sclera an bestimmten anderen Stellen von zahlreichen Ciliarnerven und -gefäfsen durchbohrt.

Der fibrösen Haut liegt nach innen die **mittlere Augenhaut** an, die Tunica vasculosa, eine an Blutgefäfsen, Nerven und Pigmentzellen reiche Haut, auch Uvea genannt. Diese Tunica media ist nur an der Eintrittsstelle des Sehnerven, der sie ebenfalls durchbohrt, und in der Höhe des Cornealfalzes fester mit der äufseren verbunden; im übrigen springen nur Gefäfse und Nerven von der äufseren zur mittleren Schicht über. Der corneaseitige Abschnitt der mittleren Augenhaut trennt sich von der äufseren und biegt im stumpfen Winkel zur Augenachse ab, so dafs ein Spalt-



raum zwischen beiden entsteht, die vordere Augenkammer. Dieser freie, scheibenförmige Abschnitt der Uvea besitzt im Zentrum eine Öffnung, die Pupille, welche den Lichtstrahlen Eintritt in das Innere des Auges gestattet. Die mittlere Augenhaut zerfällt in 3 Abteilungen, in 1. die Chorioidea oder Aderhaut (*n*), welche in ihrer ganzen Ausbreitung annähernd von gleicher Stärke ist und von der Ora serrata aus, einer unten zu besprechenden, vor und parallel zu dem Äquator des Augapfels verlaufenden Linie den Grund des Auges bis zu dem Loch an der Optikusdurchtrittsstelle auslegt, in 2. das Corpus ciliare (*k* und *m*), den Ciliarkörper, der sich von der Ora serrata (*o*) aus nach vorn erstreckt. Der Anfangsabschnitt des Corpus ciliare

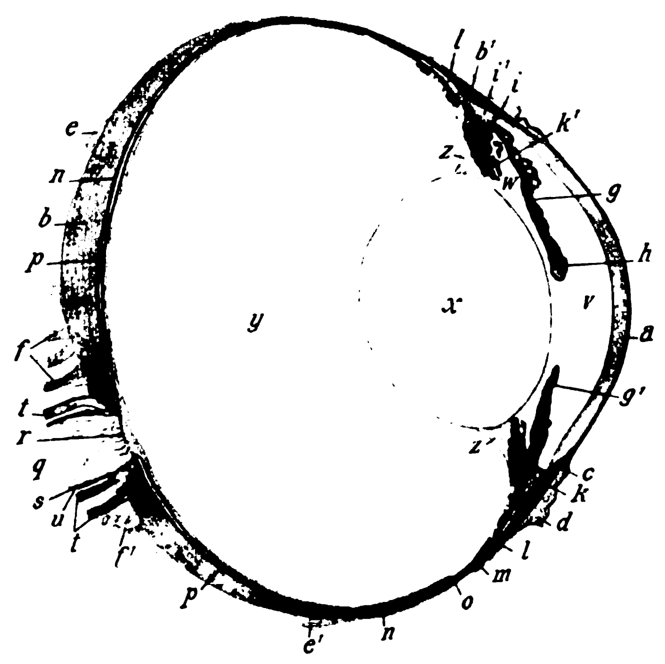


Fig. 327. Senkrechter Schnitt durch den Bulbus der Ziege.
Formalin — Alkohol, Hämatoxylin, Säurefuchsin — Pikrinsäure; knapp dreifache Vergröfserung.
a Cornea. *b* Sclera. *b'* Scleralwulst. *c* Corneoscleralbord. *d* Conjunctiva bulbi. *e* Musculus rectus dorsalis. *e'* Musc. rectus ventralis. *f* Musc. retractor dorsalis. *f'* Musc. retractor ventralis. *g* Iris. *g'* Musc. sphincter iridis. *h* Traubenkorn. *i* Irisfortsatz. *i'* Spatia anguli iridis. *k* Corona ciliaris. *k'* Processus ciliares. *l* Musc. ciliaris. *m* Orbiculus ciliaris. *n* Chorioidea. *o* Ora serrata. *p* Retina. *q* Nervus opticus. *r* Lamina cribrosa. *s* Pialscheide. *t* Duralscheide des Sehnerven. *u* Intervaginaler Raum. *v* Vorderkammer. *w* Hinterkammer. *x* Linse. *y* Glaskörper. *z* Zonula ciliaris.

ist ebenfalls glatt wie die Chorioidea — Orbiculus ciliaris (*m*) — der folgende — Corona ciliaris (*k*) — zeigt pupillenwärts allmählich höher werdende, axial, linsenwärts gekehrte, radiäre Falten (Processus ciliares, *k'*) und beherbergt einen Muskel (Musculus ciliaris) (*l*). Diese Partie ist weit dicker als der Anfangsabschnitt des Ciliarkörpers und die Chorioidea. Das vordere (corneaseitige) Ende der Grundplatte des Ciliarkörpers reicht etwa bis zum Cornealfalze hin und geht ohne scharfe Grenze in 3. die von der Tunica externa in spitzem Winkel sich trennende Iris oder Regenbogenhaut (*g*) über, welche fast senkrecht zur Augenachse steht und mit dem Rande an der Pupille ihr Ende erreicht. Auch dieser Abschnitt der Uvea birgt Muskeln; die Fasern des einen verlaufen konzentrisch um die bei den einzelnen Tierarten querovale, runde oder senkrechtovale Pupillaröffnung; es ist das der Musculus

sphincter pupillae (g'). Die Zellen des Dilatator pupillae dagegen sind radiär angeordnet. Bei grofsen Tieren ragen vom oberen wie auch vom unteren Pupillarrande her schwarze Traubenkörner (h) in die Öffnung hinein.

Die **innere Augenhaut** endlich wird durch die Tunica nervea oder die Retina (p) dargestellt, welche die Sehhaut repräsentiert, also der Lichtperzeption dient. Sie ist die direkte Fortsetzung des Sehnerven und entwicklungsgeschichtlich gedacht ein peripher gelegener Teil des Gehirnes; somit ist auch der Nervus opticus nicht ein Gehirnnerv im Sinne des 3. bis 12., sondern ebenfalls als ein Teil des Gehirnes aufzufassen. Die gesamte Retina ist mit der Tunica vasculosa mit Ausnahme der

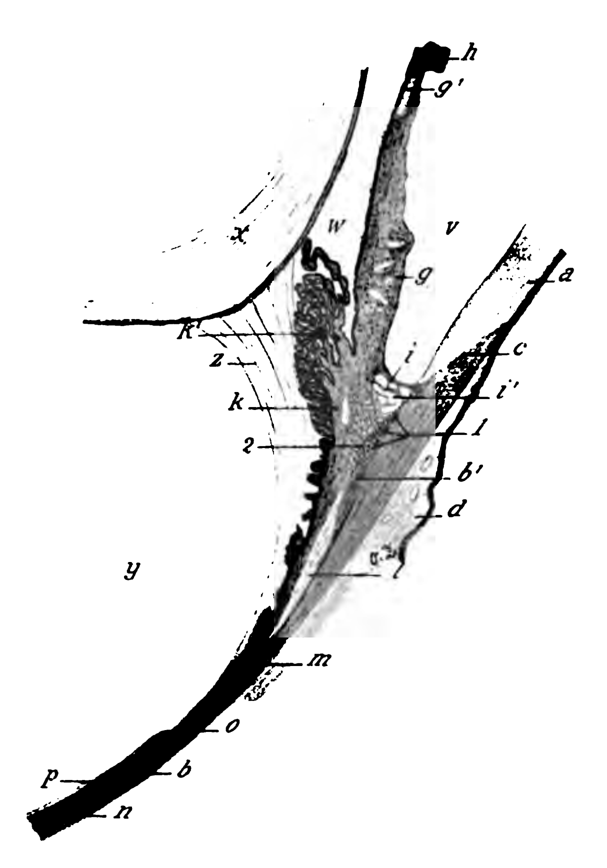


Fig. 328. Unterer vorderer Quadrant aus dem in Fig. 327 dargestellten Bulbusschnitt, ca. achtfache Vergröfserung. Zur Ergänzung ist diesem Schnitt schematisch ein solides Granulum iridis zugefügt worden, sonst nach der Natur gezeichnet. Bezeichnung wie in Fig. 327. *1* Querschnitt durch Äste des Plexus venosus ciliaris (Schlemmschen Kanals). *2* Grenzring.

Sehnerveneintrittsstelle nur von der Ora serrata ab pupillenwärts, wo sie ihre lichtperzipierenden Elemente verliert, fester verbunden. Die vielschichtige Retina geht an genannter Stelle in eine zweischichtige Epithelhaut über, welche zunächst den Ciliarkörper mit allen seinen Falten und dann auch die Iris an ihrer Rückfläche überzieht. Am Pupillarende schlägt sich die innere Epithelschicht in die äufsere um. Letztere ist entwicklungsgeschichtlich der äufseren Lamelle, erstere der inneren Lamelle der sekundären Augenblase (des Augenbechers) gleichzustellen. Den Teil der Retina, welcher den Ciliarkörper überzieht, nennen wir Pars ciliaris retinae, den an der Iris Pars iridica retinae. Auf dieser letzteren Strecke sind beide Epithelzelllagen dicht pigmentiert, während es am Ciliarkörper nur die äufsere Schicht ist. Alle übrigen Teile der Sehhaut, soweit sie also der Chorioidea innen anliegen, gehören der eigent-

lichen Retina, der Pars optica retinae, an. Auch an ihr lassen sich 2 Lamellen deutlich unterscheiden, die nur leicht aneinanderliegen und die direkte Fortsetzung der oben erwähnten 2 Blätter bilden, eine äufsere einschichtige pigmenthaltige und eine innere vielschichtige pigmentfreie Haut. In der Papilla optica treten die markfrei gewordenen Fasern des Nervus opticus in den Bulbus ein und verteilen sich, radiär ausstrahlend, über die gesamte Retina. Gleichzeitig treten mit den Nervenelementen Blutgefäfse ein, welche bei jeder Tierart eine charakteristische Verteilungsfigur in der Retina bilden.

Von den drei Häuten umschlossen wird der **Augapfelinhalt,** der wie die Cornea so eingerichtet ist, dafs Lichtstrahlen ungehindert Durchgang finden und zu den lichtperzipierenden Elementen der Retina gelangen können. Da die empfindlichen Teile der vielschichtigen inneren Lamelle der Retina nach aufsen gekehrt sind, so mufs diese selbst ebenfalls für Lichtstrahlen passierbar sein. Der Inhalt des Augapfels ist teils flüssiger, teils gallertiger, teils fester Natur. Dementsprechend lassen sich auch drei Teile anatomisch deutlich voneinander unterscheiden: die Kammerflüssigkeit (Humor aqueus), der Glaskörper (Corpus vitreum) und die Linse (Lens crystallina).

Der Humor aqueus ist eine klare helle Flüssigkeit, welche bis zu einem gewissen Grade der Körperlymphe gleichzustellen ist und vordere wie hintere Augenkammer ausfüllt. Der Raum, der durch Linse und Glaskörper im Auge frei gelassen wird, ist durch die Iris, welche von der Peripherie fast senkrecht zur Augenachse abbiegt, in 2 Abteilungen geteilt, in eine gröfsere vordere corneaseitige — die vordere Augenkammer (*v*) — und in eine kleine hintere linsenseitige — die hintere Augenkammer (*w*). Beide stehen durch den kapillaren Linsen-Irisspalt und die Pupille miteinander in Verbindung. Die Camera anterior gleicht einem Kugelabschnitt und wird begrenzt aufsen durch die gewölbte Cornea, innen durch die Iris und im Bereich der Pupille durch die vordere Linsenkapsel; seitlich, wo äufsere Augenhaut und Iris in einem spitzen Winkel — dem sog. Iriswinkel — zusammenstofsen, ziehen von der Corneo-Scleralgrenze fächerförmige Fortsätze zur Iris (*i*), welche in ihrer Gesamtheit das Ligamentum iridis pectinatum bilden. Zwischen den einzelnen Fortsätzen finden sich Nischen, welche aus der vorderen Augenkammer seitlich in ein Lückensystem hineinführen, in die Spatia anguli iridis oder den Fontanaschen Raum (*i'*). Die Camera posterior gleicht einem dreiseitigen prismatischen Hohlring und hat zur Vorderwand die Iris, zur Rückwand die vordere Linsenkapsel; seitlich bildet der Ciliarkörper mit seinen komplizierten Ciliarfortsätzen den Abschlufs der Kammer. Zwischen Linse und Ciliarkörper spannen sich eine grofse Anzahl feinster Fäden aus, welche die Linse an die Peripherie festheften, in ihrer Gesamtheit als Zonula ciliaris s. Zinnii (*z*) das Aufhängeband der Linse darstellen und zwischen sich Spalträume frei lassen, die ebenfalls mit Kammerwasser gefüllt sind. Diese Räume, die Spatia zonularia, werden nach hinten abgeschlossen durch den Glaskörper, so dafs auch dieser in gewisser Beziehung an der Bildung der hinteren Augenkammer teilnimmt.

Die Linse, Lens crystallina, hat die Gestalt einer bikonvexen Linse von kreisförmigem Umrisse und besitzt i. a. eine schwächer gekrümmte corneaseitige und eine stärker gekrümmte glaskörperseitige Fläche, von welcher Regel nur Hund und Katze eine Ausnahme machen. Ihr corneaseitiger Scheitel liegt in der Augenachse hinter der Pupille, der hirnseitige in einer grubigen Vertiefung des Glaskörpers. In der Gegend des Äquators der Linse inserieren sich an beiden Flächen die oben erwähnten Fäden der Zonula ciliaris. Die von einer Kapsel umschlossene Linse ist in der Hauptsache aus Fasern aufgebaut; an ihr unterscheidet man eine weichere Rindenschicht, die Substantia corticalis, und einen festeren Kern, den Nucleus lentis.

Der Glaskörper, das Corpus vitreum (*y*) erfüllt den hinter der Linse, der Zonula ciliaris und dem Corpus ciliaris gelegenen Raum des Augeninneren vollständig und ist somit ein Abgufs des gröfseren Abschnittes der Augenblase. Er besitzt gallertige Konsistenz und trägt corneaseitig in einer Grube, der Fossa hyaloidia s. lentis, die Linse.

A. Die äufsere, fibröse Augenhaut.

Die Tunica fibrosa oculi ist eine derbe und feste Bindegewebshaut und besteht aus Bündeln kollagener Fasern, zum Teil untermischt mit feinen elastischen Elementen. Sie ist arm an Blutgefäfsen, zum Teil sogar frei von solchen und stellt die direkte Fortsetzung der Dura mater des Gehirnes dar, die den Optikus begleitet und an der Eintrittsstelle desselben in den Bulbus in die Sclera übergeht. Die Tunica fibrosa zerfällt, wie schon erwähnt, in die Lederhaut, welche mehr als drei Viertel der Augapfeloberfläche einnimmt, und in die Hornhaut.

1. Die Lederhaut, Sclera.

Der hintere Abschnitt der äufseren Augenhaut, die mehr oder weniger weifse, undurchsichtige Sclera (cf. Fig. 327 und 328 *b*), zeigt in ihrer Ausdehnung recht verschiedenen Durchmesser, dessen Zahlen bei Koschel ([149]) genauer angegeben sind. Die Dicke schwankt aber auch nach der Tierart. Am zartesten ist die Lederhaut von Hund und Katze. Beim Pferde und Rinde ist die Sclera in der Gegend des hinteren Poles beziehungsweise in der Nachbarschaft der Pupilla optica am stärksten, wo sich die Sehnen des Musc. retractor bulbi in die Sclera einsenken. Nach dem Äquator hin nimmt der Querdurchmesser allmählich ab, bis er etwas vor diesem sein Minimum erreicht. Nach der Cornea hin aber wächst er wieder an, da dort die Sehnen der geraden und schiefen Augenmuskeln sich inserieren und so die Verdickung der Sclera in der Nähe des Ciliarkörpers hervorrufen helfen. Die Sehnen der geraden Augenmuskeln und die des Retractor bulbi setzen sich in meridionale, die der schiefen in äquatoriale Fasern in der Sclera fort (s. unten). Bei den Fleischfressern und dem Schweine findet sich der beträchtlichste Durchmesser der Sclera in der Höhe des Ciliarkörpers, was vor allem bei Hund und Katze hervortritt, da bei diesen Tieren an dieser Stelle ein starker Venenplexus in die Sclera eingelagert ist. Die Verwölbung macht sich aber bei ihnen nach aufsen bemerkbar. Nach innen zu ist bei den Haustieren nämlich an dieser Stelle im allgemeinen nur eine schwache Vorlagerung von Scleragewebe zu bemerken; es ist also bei den Haustieren der sog. Scleralwulst nur unbeträchtlich ausgebildet. Am deutlichsten zeigt er sich bei den kleinen Wiederkäuern (Fig. 327 und 328 *b'*). Bei der Ziege und dem Schafe endlich ist der gröfste Durchmesser oberhalb der Lamina cribrosa zu finden (Fig. 327). Die Farbe der Sclera ist in der Regel nicht rein weifs, sie spielt an vielen Stellen wegen des Pigmentreichtums ins Bläuliche hinüber, was auch an den Stellen zu beobachten ist, an welchen die Sclera sehr dünn ist und die pigmentierte Chorioidea durchschimmern läfst, so vor allem bei der Katze in der Gegend des Äquators. Kurz vor dem Ursprung der Iris aus dem Ciliarkörper zeigt die Sclera einen Ausschnitt, die Rima cornealis sclerae, in welchen die durchsichtige Hornhaut eingefügt ist. Dieser Ausschnitt weist bei den einzelnen Tierarten von vorn gesehen eine etwas verschiedene Form auf. Beim Pferde, dem Schweine und den Wiederkäuern gleicht er in der Form einem quergelegten Ei mit nasal gerichtetem stumpfen Pol; bei Hund und Katze ist er mehr kreisförmig, jedoch läfst sich beim Hunde deutlich eine Abflachung nasal und eine spitzige Ausziehung temporal beobachten, so dafs der Kreis ein unregelmäfsiger wird. Bei der Katze ist die Kreisform am besten bewahrt. Jedoch kann man auch an deren Auge eine seichte Abflachung der Kreislinie im oberen temporalen Quadranten finden.

Was den feineren Bau der Sclera (Fig. 329 *g*) anlangt, so besteht die Haut aus Bündeln kollagener Fasern, welche in vielen Schichten übereinanderliegend in der Hauptmenge in meridionaler, in geringerer Anzahl in äquatorialer Richtung verlaufen, sich aber auch unregelmäfsig miteinander verflechten. Nach vielen Autoren herrschen die meridionalen Fasern in den oberflächlichen, die äquatorialen in den tieferen Schichten der Sehnenhaut vor. Bei den Fleischfressern und dem Rinde finden sich zwischen den sich kreuzenden Fibrillenbündeln zahlreiche, meridional und äquatorial verlaufende elastische Fäden, die vor allem bei der Katze wie beim Menschen (Sattler[237], Stutzer[268], Kiribuchi[138]) in den inneren Schichten der Sclera sehr reichlich auftreten. Beim Pferde, den kleinen Wiederkäuern und dem Schweine fehlen die elastischen Elemente in der fraglichen Haut fast vollständig. Zwischen den Fibrillenbündeln sitzt eine grofse Anzahl von in Schnitten spindelförmigen Bindegewebszellen mit meist sehr langgestrecktem Kern. Diese Zellen sind nach Ebner ([68]) netzförmig miteinander verbunden und treten uns vor allem bei den Wiederkäuern in grofser Menge als Pigmentzellen entgegen, welche sich im allgemeinen an dem Scleralfalze, in der Nachbarschaft der Lamina fusca der Chorioidea, sowie in der Umgebung der Lamina cribrosa anhäufen. Vor allem hat das Schwein an letzterer Stelle grofse Pigmentlager, während die übrigen Teile der Sclera — mit Ausnahme der Gefäfs- und

Nervenscheiden — und auch die Gegend des Scleralfalzes bei diesem Tiere nur spärlich pigmentiert erscheinen. Am wenigsten Pigment findet sich beim Pferde, und auch die Sclera der Katze und des Hundes ist mit Ausnahme der Umgebung der Lamina cribrosa und des Scleralbordes arm an pigmentierten Zellen. Von Bedeutung für den Reichtum an solchen Elementen ist natürlich die jeweilige Pigmentation der Haut und mit ihr des Haarkleides, so daſs der Reichtum an Pigment individuellen Schwankungen unterworfen ist. Die Zwischenräume zwischen den Bindegewebsbündeln nehmen feine Saftkanäle ein, welche mit den oben erwähnten fixen Zellen ausgekleidet sind. Bei einer Ziege fand ich in der Gegend des hirnseitigen (hinteren) Poles neben den Bindegewebszellen zwischen den fibrösen Elementen eine ganze Anzahl von Knorpelzellnestern eingelagert, ein Verhalten, welches an den Aufbau der Sclera der Vögel erinnert (s. unten).

An der inneren wie äuſseren Oberfläche wird die Sclera von einem Endothelhäutchen überzogen (Schwalbe [251]). Das erstere gehört dem perichorioidealen Lymphraume, das letztere dem peribulbären (Tenonschen) Raume an, den die gleichnamige Faszie nach auſsen abschlieſst.

Von vorn her wird die Sclera von der Bindehaut, der Conjunctiva sclerae s. bulbi, überzogen, die in der Gegend des Fornix conjunctivae sich auf das Augenlid (s. bei diesem) umschlägt und durch lockeres, an elastischen Fasern sehr reiches Bindegewebe sich dem Bulbus anheftet.

Blutgefäſse sind in der Sclera nur selten zu finden, wenn man von denen absieht, die diese Haut in Gemeinschaft mit Nervenstämmchen nur durchbohren. Die eigenen Gefäſse stammen von den Arteriae ciliares anteriores und posteriores ab, die ein episclerales Gefäſsnetz (Fig. 414 und 415 *n*) an der äuſseren Oberfläche der Sclera bilden. Dasselbe ist in der Nähe des Hornhautrandes besonders stark ausgebildet, und sendet einesteils Gefäſsschlingen in die Hornhaut hinein (Fig. 415 *v*, *v'*), andernteils gibt es Zweige ab, die zur Scleralbindehaut als Art. conjunctivales ant. (Fig. 415 *w*) hinziehen.

Von Nerven treten nach Bach ([14]) beim Kaninchen teils vor, teils hinter dem Äquator Stämmchen der Nn. ciliares ein, um zum Teil zwischen den Elementen der Sclera sich zu verästeln, zum Teil durch die Haut hindurch in die mittlere Augenhaut zu gelangen. Es bestehen enge Beziehungen zwischen den Nerven und den Blutgefäſsen, aber auch im fibrösen Gewebe selbst sind durch Smirnow ([256]) und Agababow ([4]) Nervenenden gefunden worden.

Die Sclera der Vögel ist pigmentfrei; sie enthält in ihren corneaseitigen Partien einen aus einer Anzahl von Einzelstücken zusammengesetzten Knochenring, den Scleriticalring (Fig. 343 *c*), dem sich augengrundwärts eine hyaline Knorpelschale (Fig. 343 *d*) anreiht, die die Hauptmasse der Sclera ausmacht und nur auſsen von einer stärkeren sehnigen Bindegewebsschicht mit meridionalem Faserverlauf überlagert ist; innen liegt die Lamina fusca fast direkt dem Knorpel an.

2. Die Hornhaut, Cornea.

Die nach auſsen konvexe Cornea (cf. Fig. 327 u. 328 *a*) ist, wie oben schon erwähnt, der Sclera in eigentümlicher Weise eingefügt, so daſs die Hornhaut innen eine gröſsere Flächenausdehnung besitzt als auſsen. Jedoch herrschen in bezug auf die Art des Überganges bei den einzelnen Spezies Verschiedenheiten. Während bei Hund und Katze an allen Seiten (oben, unten, nasal, temporal) ungefähr gleich-

mäfsig der Übergang erfolgt, d. h. die Sclera und Cornea überall in etwa dem gleichen Winkel abgestutzt sind, finden wir an Meridionalschnitten des Bulbus vom Pferde und den Wiederkäuern, dafs an der nasalen und temporalen Seite des Auges der stumpfe Winkel, den die Übergangslinie mit den annähernd parallel zueinander verlaufenden inneren und äufseren Begrenzungslinien bildet, relativ klein, an den oberen und unteren Teilen aber um ein beträchtliches gröfser ist. Daraus folgt, dafs temporal und nasal am Auge die Übergangsstelle des Corneaepithels in das der Conjunctiva und das Ende der Descemetschen Haut (s. unten) bezw. der Scheitel des Iriswinkels fast senkrecht übereinander liegen, während oben und unten das Corneaepithel an einem Punkte, der dem Hornhautscheitel beträchtlich näher liegt, schon in das Conjunctivaepithel übergeht. Dadurch wird die schräge Grenzlinie (Fig. 327 und 328 *c*) bezw. die Berührungsfläche zwischen Cornea und Sclera in diesen Quadranten bedeutend gröfser (s. auch Martin II, S. 1090). Oben und unten wird demnach der Iriswinkel eine grofse Strecke von der Conjunctiva bezw. Sclera nach vorn zu überdeckt. Beim Pferde beträgt beispielsweise die Länge der Grenzlinie nasal und temporal 0,8 mm und oben und unten 3,0 mm, beim Rinde nasal und temporal 1,0 mm, während sie unten 4 mm und oben sogar 4,5 mm mifst. Beim Schweine sind die Unterschiede nicht so bedeutend. Während bei genannten Tierarten der Rand der Cornea an der Aufsenfläche mehr oder weniger einer eiförmigen Ellipse gleicht, ist derselbe an der Innenfläche dank der erwähnten Einrichtung bei allen Tieren fast kreisrund. Auch beim Menschen sind ähnliche Verhältnisse zugegen. Die Gesamtdicke der Cornea variiert an den verschiedenen Stellen nicht so bedeutend als es für den Menschen und von Ellenberger-Baum (66) und von Martin (178) für das Pferd angegeben wird; ich fand sie nur wenig verschieden und, wie genannte Autoren für einzelne Tiere angeben, meist peripher um ein Geringes dicker als zentral.

Obwohl die Cornea der Sclera gegenüber dem Auge des Beschauers sich so verschieden darbietet, ist sie doch entwickelungsgeschichtlich und morphologisch als mit letzterer zusammengehörig zu betrachten. Die leimgebenden Fibrillen der Sclera setzen sich direkt in die der Cornea fort. Man kann bei Tieren an der Hornhaut nur 4 Schichten unterscheiden: das Hornhautepithel (Pars conjunctivalis), ursprünglich eine Fortsetzung des Epithels der äufseren Haut, später eine solche des Epithels der Conjunctiva; die Eigenschicht oder Propria (Pars scleralis), die Fortsetzung der Sclera; die Lamina elastica posterior oder Descemetsche Haut und das Hornhautendothel oder Endothelium camerae anterioris. Letztere beiden bezeichnet man zusammen als Pars chorioideae s. uvealis, da sich diese Schichten mit der mittleren Augenhaut zusammen entwickeln. Die beim Menschen von vielen Autoren und auch bei den Tieren (Ellenberger-Günther[67], Martin[178] etc.) geschilderte Lamina elastica anterior oder Bowmansche Membran unter dem Corneaepithel fehlt den Haussäugern durchgängig; sie ist jedoch als homogene Schicht bei den Vögeln vorhanden (s. unten).

a) Das Epithel der Hornhaut (Fig. 329 *a*) stellt die direkte Fortsetzung des Epithels der Bindehaut dar (Fig. 329 *d*—*e*) und ist bei den Tieren entgegen den Verhältnissen beim Menschen im Zentrum der Cornea, also in der Gegend des Scheitels stärker als in der direkten Nachbarschaft der Übergangsstelle (Fig. 329 *e*). Dieser Unterschied ist beim Pferde am stärksten ausgeprägt, während er bei den anderen Spezies nur ein Geringes (einige Hundertstel vom Millimeter) beträgt. Die Epithelzellen liegen durchschnittlich am Scheitel der Cornea in 7—8 (Hund, Katze, Schwein) bezw. 10 (Schaf, Ziege) bezw. 13 (Pferd, Rind) Schichten übereinander. Das Epithel ist ein typisches mehrschichtiges Plattenepithel, welches einer glatten Fläche ohne Papillen aufsitzt. Die tiefste Lage wird durch ungleich hohe Zylinderzellen gebildet, deren ovaler Kern meist der Basis abgewendet liegt und nicht

selten Teilungsfiguren aufweist. Die folgenden Schichten sind aus polyedrischen, fortsatztragenden Zellen mit kugeligem Kern aufgebaut und werden überdeckt von mehreren Lagen abgeplatteter Zellen, die alle

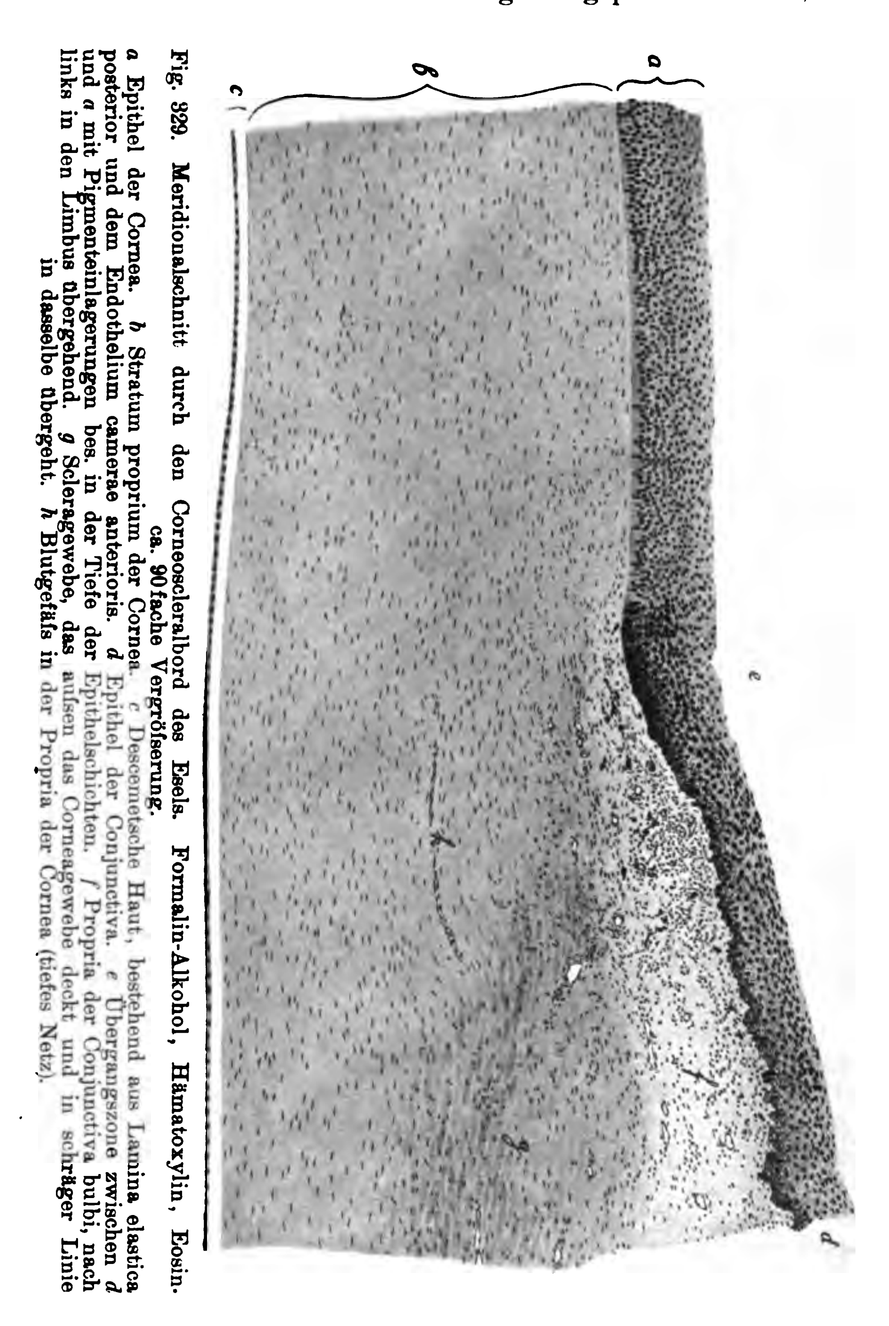


Fig. 329. Meridionalschnitt durch den Corneoscleralbord des Esels. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin. ca. 90fache Vergrößerung.
a Epithel der Cornea. *b* Stratum proprium der Cornea. *c* Descemetsche Haut, bestehend aus Lamina elastica posterior und dem Endothelium camerae anterioris. *d* Epithel der Conjunctiva. *e* Übergangszone zwischen *d* und *a* mit Pigmenteinlagerungen bes. in der Tiefe der Epithelschichten. *f* Propria der Conjunctiva bulbi, nach links in den Limbus übergehend. *g* Scleragewebe, das außen das Corneagewebe deckt und in schräger Linie in dasselbe übergeht. *h* Blutgefäfs in der Propria der Cornea (tiefes Netz).

einen entsprechend geformten Kern besitzen und nicht verhornen. Wie der Übergang des Corneaepithels in das der Conjunctiva erfolgt, siehe beim Augenlide.

b) Die Eigenschicht oder Propria der Hornhaut (Fig. 329 *b*) bildet die bei weitem mächtigste Lage der Cornea und wird aus doppeltlichtbrechenden Fibrillen aufgebaut, die den kollagenen Fasern sehr nahe stehen, beim Kochen aber Chondrin geben. Die Fibrillen sind durch eine sehr weiche, vielleicht flüssige Kittsubstanz zu Lamellen vereinigt und verlaufen sowohl unter sich als auch zur Hornhautoberfläche parallel. Die Faserrichtung in den einzelnen Lamellen ist sehr verschieden, so dafs die Fibrillen in benachbarten Blättern stets unter mehr oder weniger grofsem Winkel sich kreuzen (Rählmann [218]). Zwischen den Lamellen findet ein reicher Faseraustausch statt, so dafs dieselben nur künstlich voneinander getrennt werden können. Beim Rinde ist nach Rählmann die Verflechtung eine so starke, dafs man überhaupt nicht von Lamellen sprechen kann. An der Oberfläche der Eigenschicht der Cornea ist die Lamellenzeichnung bei den Haussäugern etwas verwischt; es verschmelzen die Fibrillenblätter etwas dichter untereinander. Nach Rollett ([228]) verlaufen dort die Faserbündel steil gegen die Oberfläche der Hornhaut (Fibrae arcuatae), und sie durchflechten sich unter verschiedenen Winkeln. Es erweist sich als praktisch, mit Rollett von einer „vorderen (äufseren) Grenzschicht" zu sprechen, jedoch ist es unzulässig, dieselbe als eine besondere Membran und speziell als eine Elastica anterior aufzufassen. Die gleiche Struktur konnte Rollett auch beim Menschen in der bei diesem homogen erscheinenden breiten Zone nach Behandlung mit übermangansaurem Kali nachweisen. Nach demselben Autor stehen dem Menschen von den Tieren Hund und Katze am nächsten, während Rind, Schaf und Schwein wenig von dem Gebilde aufweisen. Nach meinen Präparaten zeigen alle Haussäuger etwa gleichmäfsig einen deutlichen Faserbau bis unter das Epithel der Hornhaut. Nur bei den Vögeln sieht man an der fraglichen Stelle eine helle, homogene Zone, die der des Menschen gleichzustellen ist. Sie ist stärker als die Membrana elastica posterior und wie beim Menschen nach dem Hornhautgewebe nicht sonderlich scharf abgesetzt. Diese Schicht verhält sich beim Menschen nach Ebner ([68]) ähnlich wie die subepitheliale Grenzschicht der Haut oder der Respirationsschleimhaut; sie hängt innig mit der Unterlage zusammen und läfst sich nur künstlich von ihr trennen.

Nach Anwendung von Orcein (Unna) und Resorcin-Fuchsin (Weigert) lassen sich an Celloidinpräparaten bei den Haustieren zwischen den einzelnen Faserbündeln der Propria der Cornea keinerlei elastische Fasern nachweisen, ein Befund, welchen Sattler ([287]) und Stutzer ([268]) für den Menschen und Wolfrum ([297]) für verschiedene Haustiere bestätigen, während Kiribuchi ([188]) solche in den peripheren Teilen der Cornea (2—3 mm vom Limbus) des Menschen und Waldeyer ([289]) am gleichen Orte beim Pferde und Rinde beschreiben und Colombo ([49]), Tartuferi ([271]), Prokopenko ([214]) u. a. in der gesamten Hornhaut feinste elastische Elemente nachweisen konnten. Zwischen den Lamellen der Cornea liegen von einer flüssigweichen Grundmasse rings umgeben plattgedrückte Hornhautzellen (Rählmann [217], Ebner [68]), welche zahlreiche, eigenartig sich verzweigende Fortsätze tragen (Fig. 330), die ihrerseits sich mit solchen anderer Zellen in Verbindung setzen und vereinzelt die Lamellen durchbohren. Das Protoplasma dieser sog. fixen

Hornhautzellen erscheint feinkörnig, der Kern ist verschieden geformt. Dafs in der Cornea in einer festen Kittsubstanz eingegraben ein reichverzweigtes Hohlraumsystem (Recklinghausens Saftkanalsystem) vorkomme (Recklinghausen[220], Thanhoffer[278], Gutmann[100] u. a.), in dessen Kammern wandständig die Hornhautzellen sitzen, ist eine veraltete Anschauung (Rählmann[218], Ebner[68], Leber[168]). Nach Rählmann liegen die Hornhautzellen in einer flüssigweichen, von Lymphe durchtränkten Kittmasse, die keine eigentlichen Kanäle formiert, sondern so die Zellen umgibt, dafs sie nach den begrenzenden Fibrillenbündeln hin an Konsistenz und Dichtigkeit zunimmt. Neben den fixen Hornhautzellen sind vereinzelt auch Leukocyten als Wanderzellen zu beobachten (Recklinghausen[221]).

c) Die hintere (innere) Basalmembran oder Lamina elastica posterior (Descemetsche Haut, Fig. 329 *c*) ist nur lose mit der Eigenschicht verbunden und stellt eine den elastischen Häuten nahestehende, helle, gleichartige, feste Membran dar, die sich durch Kochen jedoch in feinste Lamellen zerlegen läfst. Bei Färbung von Schnitten durch die Cornea mit Säurefuchsin - Pikrinsäure nach van Gieson nimmt die Tunica elastica posterior einen gelben, nach Behandlung mit Weigerts Resorcin-Fuchsin einen schwarzblauen Farbenton an, eine Reaktion, welche die elastischen Fasern geben. Der Durchmesser der Membran wächst vom Zentrum nach der Peripherie hin stark an: so mifst derselbe beim Pferde am Scheitel 60 μ, am Rande in der Nähe des Iriswinkels 90—100 μ. Das Pferd hat die stärkste Descemetsche Haut, am nächsten steht das Rind (30 bezw. 60 μ), und den geringsten Durchmesser hat die Membran beim Hunde (6,8 bezw. 8,6 μ Spitzhund). Bei allen Haustieren endet die Descemetsche Haut peripher zunächst nicht mit scharfem Rande, sondern sie löst sich in der Gegend des Iriswinkels insoweit auf, als sie, wie Königstein ([146]) zuerst nachwies, um die an sie herantretenden Irisfortsätze sich herumlegt und dieselben ein Stück umhüllt; das eigentliche Ende liegt aber weiter peripher und tritt mit den Elementen des Grenzringes in direkte Verbindung (s. unten). Während die Irisfortsätze nach Ansicht Königsteins die Lamina elastica posterior vollständig durchbohren und sich an der Aufsenfläche derselben verzweigen, glaubt Straub ([265]), dafs sie bei Pferd und Rind die Haut nur halb durchbohren, in halber Dicke umbiegen und sich beim Pferd durch quere Brücken miteinander in Verbindung setzen. Fig. 341 zeigt, dafs Königstein recht hat.

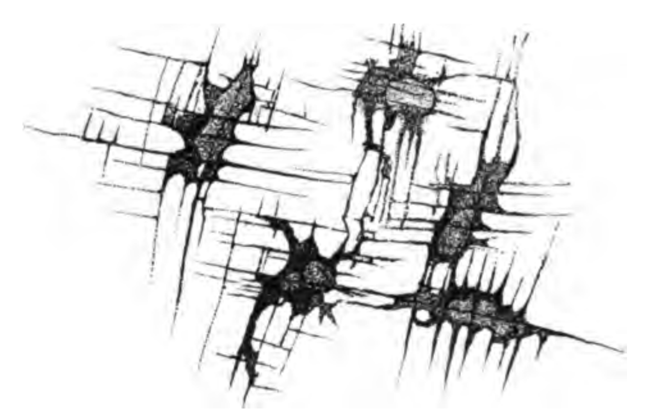


Fig. 330. Hornhautzellen vom Frosch. (Nach Ellenberger-Günther.)

d) Das Endothel der Hornhaut, Endothelium camerae anterioris (Fig. 329 *c*), welches die Innenfläche der Cornea überzieht, besteht aus einer einfachen Lage platter, in der Fläche polygonaler Zellen mit meist kugeligem Kern. Ballowitz (16) fand in jeder ruhenden Zelle in deren Mitte eine grofse, unregelmäfsig kreisförmige, mit Zentralkörpern ausgestattete Sphäre, welche aus Fäden besteht, die mit Fäden des umgebenden Protoplasmas in Verbindung stehen. Der Kern der Zellen ist bei der Katze in der Jugend rund; später wird er nierenförmig, hufeisenförmig, ja ring- und ε-förmig. Beim Schafe herrscht die Sichelform vor, während das Rind selten höchstens nierenförmige Kerne aufzuweisen hat. Bei Vögeln ist das Protoplasma der fraglichen Zellen nach Smirnow (254) in den der elastischen Membran zugewandten Partien faserig gebaut. Die Fäden zeigen leichte Querstreifung, sind zu Bündeln radiär um den Kern angeordnet und strahlen in benachbarte Zellen aus. Am Iriswinkel gehen die Endothelzellen auf die Irisfortsätze über, kleiden auch zum Teil die Nischen der Spatia anguli iridis aus und setzen sich schliefslich auf die Vorderfläche der Iris fort.

Vom Scleralbord aus, dessen Elemente bei fast allen Tieren reich an pigmentierten Bindegewebszellen sind, schieben sich bei den Haustieren mit Ausnahme des Pferdes und Esels Pigmentzellen auch zwischen die Lamellen der Cornea ein, und zwar erstrecken sie sich bei den kleinen Wiederkäuern und dem Schweine nur auf die der Übergangsstelle direkt benachbarten Teile, während beim Rinde in Ausnahmefällen Pigmentzellen bis zu 7 mm Entfernung von der Insertion der Irisfortsätze aus zwischen den Corneaelementen zu finden sind. Bei der Katze schneidet das Pigment etwa mit einer Senkrechten ab, die kurz vor der Übergangsstelle des Corneaepithels in das der Conjunctiva durch die Hornhaut angelegt wird. Mit Vorliebe sitzen die Pigmentzellen in den der Lamina elast. post. benachbarten Partien. Beim Hunde endlich häuft sich das Pigment direkt an der Übergangslinie, schneidet aber mit ihr ziemlich scharf ab. Jedoch zieht sich ein schmaler Pigmentstrang an der elastischen Grenzhaut entlang, oftmals fast bis zur Höhe der Übergangsstelle des Conjunctivalepithels in das der Cornea hin. Es wird auf diese Weise im Schnitt am Corneafalz ein von Pigment umrahmter spitzer Winkel gebildet; es können auch Endothelien der Descemetschen Haut an diesen Stellen dichte Pigmenteinlagerungen zeigen.

Die Versorgung der Hornhaut mit Blut ist eine unvollkommene: Man findet nur in einem mehr oder weniger ausgedehnten Randbezirke kapillare Gefäfsschlingen, und zwar zum Teil in einer oberflächlichen, von der Conjunctiva her zwischen Epithel und Propria sich einschiebenden Schicht lockeren Bindegewebes (Annulus conjunctivae), zum Teil auch tiefer zwischen den Lamellen der Cornea gelegen.

Das oberflächliche Randschlingennetz (Fig. 415 *v*) besteht aus feinsten Gefäfschen, die ein kontinuierliches Netzwerk bilden und beim Rinde als flache Schlingen sich darstellen (Leber[168]). Diese Schlingen werden von Zweigen der vorderen Ciliararterien gebildet; sie gehen in Venen des episcleralen Geflechtes über. Die tiefen Gefäfse (Fig. 415 *v'*) strahlen in gewissen Abständen radiär in die Hornhaut ein, sind bei allen Haustieren weiter als erstere und reichen bei

Rind und Schaf nach Leber zuweilen bis in die Mitte der Hornhaut vor. Das tiefe Gefäfssystem wird aus einfachen oder komplizierten Schleifen mit langgestreckten Netzen gebildet. Bei Hund und Katze fand H. Virchow ([284]), dafs die Zuflüsse der Randschlingen aus Gefäfsen stammen, die ihrerseits von einem arteriellen Ring am Scleralrande entspringen, während bei diesen Tieren conjunctivale Arterien sich nicht an der Ernährung der Hornhautperipherie beteiligen.

Lymphgefäfse sind in der Hornhaut mit Sicherheit nicht nachgewiesen.

Die Nerven der Hornhaut, welche Schlemm entdeckte, sind Zweige der Nn. ciliares, die im Ciliarkörper ein ganglienzellhaltiges

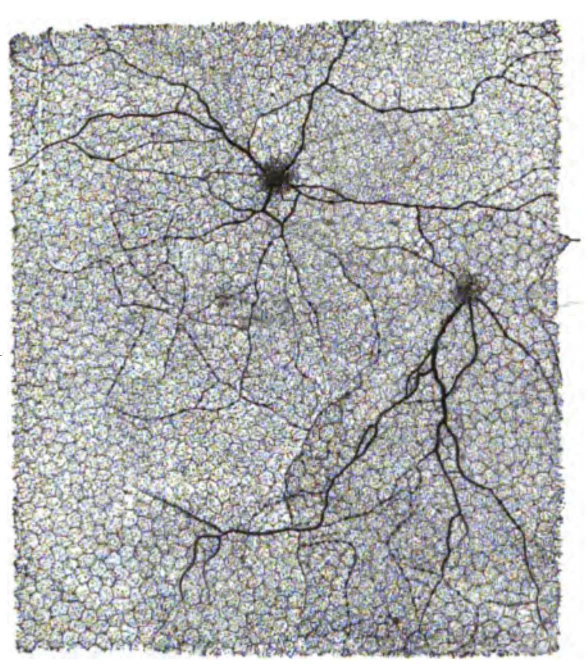


Fig. 331. Subepithelialer Plexus der Hornhaut des Meerschweinchens. (Nach Kölliker). 350fache Vergröfserung.
Man sieht die Basalflächen der tieftsen Epithelzellen. Die Stellen, an denen die feinen Nervenfäden des Plexus sternförmig zusammenlaufen, bezeichnen die nicht im Focus befindlichen Enden der Rami perforantes.

Geflecht bilden (siehe unten). Von diesem Geflecht ziehen Zweige einesteils in die Iris, anderenteils nach Durchbohrung der Sclera zu der Hornhaut hin. In der Nähe des Scleralbordes bilden die letztgenannten Fasern im Scleragewebe ein den Hornhautrand umgebendes Ringgeflecht, den Plexus annularis. Von diesem ziehen viele feinere und auch stärkere Stämmchen, nachdem sie Anastomosen an Nerven der Conjunctiva abgegeben haben, in radiärer Richtung, und zwar in Form flacher, zwischen den Lamellen verlaufender Bänder (Bielschowsky und Pollack[29]) in die Cornea hinein, um dort nach mehrfacher dichotomischer Teilung abermals ein Geflecht, den Grundplexus der Hornhaut, zu bilden, welcher nur das hintere Viertel der Hornhautdicke freiläfst. Alle in die Cornea eintretenden Nerven verlieren in einer 1—2 mm breiten, um den

Hornhautrand gelegten Zone ihr Mark und streben, nur von dem kernhaltigen Nerilemm umgeben, gegen die äufsere Hornhautfläche hin, indem sie unter starker Verästelung den weitmaschigen Grundplexus bilden, der aus varikösen Fäden (Hoyer[123], Dogiel[57]) sich zusammensetzt, und dessen oberflächliche Maschen unter der vorderen Grenzschicht der Hornhaut liegen. Von da aus treten einzelne Zweige durch die Grenzschicht hindurch (Rami perforantes) und bilden nach büschelförmiger Auflösung ein mehr oder weniger dichtes variköses Netzwerk unter dem Epithel, das subepitheliale Endnetz Cohnheims (Fig. 331). Aus diesem Geflecht treten dünne Stämmchen senkrecht zwischen die Epithelzellen hinauf, den intraepithelialen Plexus bildend (Hoyer). In der Regel teilen sich die Endfasern über den zylindrischen Basalzellen in mehrere Äste, die mehr oder weniger in die horizontale Richtung übergehen und zwischen den äufsersten platten Zellen frei mit einem Knöpfchen enden. Nicht alle Fasern des Grundplexus ziehen nach dem Epithel hin; es sondern sich vielmehr zickzackartig verlaufende Zweige ab (Dogiel), welche im Hornhautgewebe selbst sich verzweigen und in der Nähe der Corneazellen enden. Beim Menschen fand Dogiel aufserdem im gefäfshaltigen Hornhautrande vor allem dicht unter dem Epithel zahlreiche knäuel- oder häkchenförmige Endorgane, auch schaufelförmige Endplättchen, während das Zentrum der Hornhaut deren entbehrt.

Auch die der Lamina elastica posterior benachbarten Hornhautlagen besitzen nach Kölliker ([144]) beim Kaninchen Nerven, welche von den in die Hornhaut eintretenden, oben bezeichneten Stämmchen abzweigen und nach der hinteren (inneren) Basalmembran hinziehen, um dort bei ziemlich gestrecktem Verlauf einen zarten Plexus entstehen zu lassen.

Die Cornea der Vögel ist in allen ihren Schichten relativ dünn. Sie unterscheidet sich von der der Säuger nur dadurch, dafs eine deutlich abgesetzte, homogene Bowmansche Membran vorhanden ist (s. S. 431), die aber nicht wie die hintere Grenzlamelle zu den elastischen Häuten zu zählen ist. Das Epithel der Hornhaut ist bei der Taube 4- bis 5schichtig und hat in der gesamten Ausdehnung den gleichen Durchmesser, der nur am Übergangsrande zum Conjunctivalepithel ein gröfserer wird. Die die innere Oberfläche der Cornea überziehenden Endothelzellen der Vögel wurden S. 433 besprochen. Am Scleralrande der Hornhaut trennt sich eine dünnere Lamelle von der Hauptschicht der Cornea innen los, der sog. Sporn, an den sich Teile des Ciliarmuskels ansetzen (s. unten).

B. Die mittlere Gefäfshaut.

Die an Gefäfsen reiche bindegewebige mittlere Augenhaut, die Uvea, ist stark durchsetzt von pigmentierten Bindegewebszellen und erscheint deshalb in allen Abteilungen mehr oder weniger dunkel gefärbt. Sie zerfällt in die Chorioidea am Augengrunde, das Corpus ciliare und die Iris, die sich hornhautwärts anschliefsen. Alle drei Teile sind wohl voneinander zu trennen, gehen aber direkt ineinander über.

1. Die Aderhaut, Chorioidea.

Die Innenfläche der Aderhaut (vgl. Fig. 327 und 328 *n*), welche vom Sehnerveneintritt bis zur Ora serrata sich hinzieht, erscheint glatt und zeigt in einem bestimmten Gebiete einen bei den verschiedenen Tierarten wechselnden metallischen Glanz, welcher vom Tapetum (T. lucidum) herrührt, durch die Retina hindurch zu sehen ist und das seit ältesten Zeiten bekannte Leuchten mancher Tieraugen bedingt. Die Aufsenfläche dagegen steht teilweise mit der Sclera in Verbindung, so dafs bei Abtrennung immer Teile der pigmentreichen Lamina fusca an der äufseren Augenhaut haften bleiben.

Das Tapetum, welches Brücke ([82]) zuerst bei den Raubtieren als ein aus eigenartigen Zellen, bei den Pflanzenfressern als ein aus bindegewebigen Fibrillen bestehendes Gebilde beschreibt, das vor ihm aber schon bekannt war, liegt am Augengrunde, im allgemeinen über der Papilla optica und zeigt eine mehr oder weniger regelmäfsige dreieckige Gestalt; es fehlt diese Schicht jedoch dem Schweine. Die Farbe des Tapetums ist nach Preufse ([212]) bei den einzelnen Haustierarten wesentlich verschieden. Dasjenige des Hundes erscheint goldgrün, das der Katze goldgelb; bei beiden Tierarten ist die Färbung nach den Rändern zu bläulich abgetönt. Das Pferd besitzt ein blaugrünes Tapetum ohne metallischen Glanz. Bei den Wiederkäuern hat die blaugrüne Färbung in der Mitte der Bildung einen rötlichen Schimmer; das Tapetum von Rind und Ziege zeigt aufserdem einen moiréartigen Glanz Nach den Untersuchungen Justows ([129], [130]) rührt der Farbenton im Tapetum beim Hunde nicht von den unter dem Tapet liegenden Pigmentzellen her, sondern die verschiedenen Lichteffekte bringen die Tapetalzellen allein hervor. Anders verhält sich das Tapetum der Einhufer und Wiederkäuer. Bei diesen Tieren ist die durch Interferenz erzeugte eigene blaue und grüne Färbung nur schwach und das tieferliegende Pigment für das Kolorit des Tapetums von wesentlichem Einflufs.

An der Aderhaut lassen sich vier bezw. fünf nicht immer deutlich voneinander trennbare Schichten unterscheiden. Aufsen wird die Chorioidea durch Vermittlung einer an Pigmentzellen sehr reichen Haut wenig innig an die Sclera befestigt; es ist das die Lamina fusca s. suprachorioidea; ihr folgt nach innen ohne scharfe Grenze, die ebenfalls teilweise sehr pigmentreiche Eigenschicht der Aderhaut, die Propria chorioideae, welche viele grofse Stämme von Arterien und Venen beherbergt und auch Lamina vasculosa genannt wird. In der nächsten Schicht findet sich, nur von einigen adventitiellen Zellen bekleidet, ein enges Maschenwerk von Kapillaren, die Choriocapillaris, und ein feines strukturloses Häutchen, die Lamina basalis, bildet den inneren Überzug der Aderhaut. An der oben bezeichneten Stelle schiebt sich bei allen Haustieren mit Ausnahme des Schweines zwischen die Schicht der grofsen Gefäfse und die der Kapillaren eine ziemlich dicke Lage von straffem Bindegewebe (Einhufer, Wiederkäuer) oder von eigenartigen Zellen (Fleischfresser) ein, das Tapetum, welches dem Augenhintergrunde den charakteristischen Glanz verleiht und deshalb Tapetum lucidum genannt wird. Schon makroskopisch ist die Ausdehnung des Tapetums erkennbar. Dafs der Tapetglanz überhaupt in die Erscheinung tritt, ist der Armut bezw. dem gänzlichen Mangel an Pigment in der Epithelschicht der Retina an fraglicher Stelle zu danken. Es enthält die äufsere Retinalamelle dort mit Ausnahme einiger kleiner Pigmenthäufchen im Innern der Bildung nur in deren Randgebiete spärlich Pigment, das peripher allmählich an Menge in den Zellen zunimmt.

a) Die Lamina fusca (Fig. 334 *d* und Fig. 335 *e*) besteht aus einer Anzahl sich kreuzender Lamellen, welche ein zusammenhängendes, mit Lymphe erfülltes Lückensystem mit schmalen Spalträumen zwischen sich freilassen (perichorioideale Lymphräume). Jedes einzelne Blatt besteht aus einem in der Ebene der betreffenden Membran gelegenen Netz zarter elastischer Fäden (Fig. 332 *b*), die sich unregelmäfsig kreuzen und verbinden, und aus plattgedrückten pigmentierten Bindegewebszellen (Fig. 332 *a*). Diese sind teils sternförmig, auch spindelförmig, teils polygonal und rundlich gestaltet und häufen sich gern an der Peripherie von Nervenstämmen an. Nach der Tierart ist die Form der betreffenden Zellen verschieden. Jede Art hat ihren bestimmten Typus. Während Esel, Pferd, Schaf, Schwein und Rind sternförmige Zellen mit mehr oder weniger langen Fortsätzen besitzen, finden sich bei der

Ziege, dem Hunde und der Katze Zellen, deren Protoplasmaleib mehr ein zusammenhängendes Ganzes bildet, bei denen also die Fortsätze nur kurz und plump sind. Am längsten und feinsten sind die Fortsätze beim Esel; es folgen das Pferd (Fig. 333), das Schaf, das Schwein und das Rind. Von den mehr oder weniger polygonalen Zellen des Hundes (Fig. 332) und der Katze unterscheiden sich die der Ziege durch eine mehr längliche Gestalt. Der Kern dieser Zellen imponiert im ungefärbten Präparat als heller, rundlicher Fleck in dem dicht mit feinen, braunen, fast kugeligen Pigmentkörnchen beladenen Protoplasma. Nach Tinktion erweist sich der Kern als äufserst chromatinarm. Er nimmt beispielsweise nach Einwirkung von Hämalaun eine nur verwaschene gleichmäfsige Blaufärbung an. Die teils plumpen, teils feineren Fortsätze der Zellen verbinden sich in unregelmäfsiger Weise mit solchen benachbarter, so dafs auf diesem Wege die Bildung eines Zellnetzes zustande kommt. Einzelne Zellen liegen auch isoliert. Nach Riekes Untersuchungen ([226]) entwickeln sich die fraglichen Pigmentzellen aus fixen Bindegewebszellen. Die Pigmentkörnchen entstehen nicht durch Aufnahme von Bestandteilen von aufsen; sie sind vielmehr Produkte des Protoplasmas selbst. Zwischen den kernhaltigen Pigmentzellen bemerkt man aufserdem scheinbar frei-



Fig. 332. Lamina suprachorioidea vom Hunde (Flächenansicht). Formalin-Alkohol, Glyzerin. 155fache Vergr.
a Pigmentierte Bindegewebszellen. *b* Elastisches Netz.



Fig. 333. Pigmentzellen aus der Lamina suprachorioidea des Pferdes (Flächenansicht). Formalin-Alkohol, Glyzerin. 155fache Vergr.

liegende Kerne, die ebenso chromatinarm sind wie die der Pigmentzellen. Es sind das Kerne von Endothelzellen, die nach Schwalbe ([258]) entweder nur eine oder beide Flächen der Lamellen kontinuierlich überziehen. Eigene Blutgefäfse fehlen der Schicht.

b) Ohne scharfe Grenze schliefst sich der Lamina fusca nach innen die Haupt- oder Eigenschicht der Chorioidea (Fig. 334 *c* und Fig. 335 *d*) an, eine dichte, bindegewebig-lamellöse Schicht mit Netzen elastischer Fäden und zahlreichen pigmentierten Bindegewebszellen. An der Oberfläche der Lamellen sitzen ebenfalls Endothelhäutchen. In dieser bei Tieren sehr pigmentreichen Schicht, der Tunica vasculosa, verzweigen sich die zahlreichen Arterien und Venen der Chorioidea. Letztere

treten zu den eigentümlichen Venae vorticosae, Wirbelvenen, zusammen, die unten näher beschrieben werden. Alle mehr oberflächlich gelegenen Venen besitzen nach Sattler ([285]) eine perivasculäre Scheide mit ovalen Kernen und eine aus welligen Bindegewebsfasern bestehende adventitielle Hülle. Erstere fehlt den Arterien, Arteriae ciliares posteriores breves, welche in der Umgebung der Lamina cribrosa in die Chorioidea eintreten und meridional verlaufen. Diese Arterienstämme besitzen nach H. Müller ([194]) aufserhalb der Tunica media mit ihren zirkulär angeordneten Muskelelementen auch längsverlaufende glatte Muskelzellen, die sich zu Bändern vereinigen. Die arteriellen Gefäfse verzweigen sich von aufsen nach innen, und die Venen fliefsen von innen nach aufsen zusammen, so dafs die Gefäfse gröfseren Kalibers in der Aufsenschicht verlaufen, während die schwächeren nach innen zu liegen kommen und schliefslich in Endäste auslaufen, die an den frag-

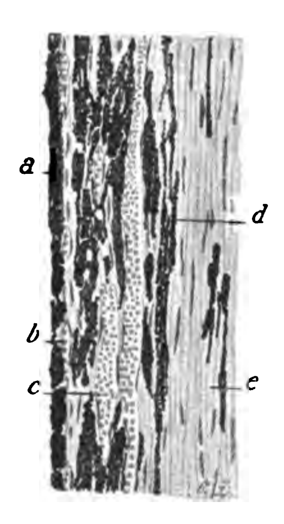


Fig. 334. Chorioidea aus der Äquatorgegend im temporalen Sector des Auges vom Schafe. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. 315fache Vergr.

a Pigmentepithel der Retina. *b* Choriocapillaris mit Lamina basilaris, die im Bild undeutlich ist. *c* Stratum vasculare mit sehr vielem Pigment. *d* Lamina suprachorioidea. *e* Sclera mit vereinzelten Pigmentzellen in den tiefsten Lagen.

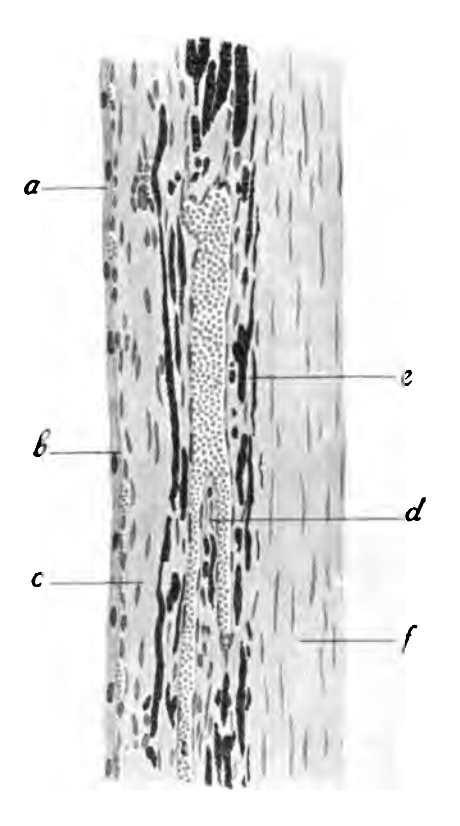


Fig. 335. Chorioidea mit Tapetum fibrosum vom Esel. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. 315fache Vergr.

a Epithel der Retina, auf der Höhe des Tapetums pigmentfrei. *b* Lamina basalis mit dicht anliegender Choriocapillaris. *c* Tapetum fibrosum, in den äufseren Schichten teilweise pigmenthaltig. *d* Stratum vasculare mit viel Pigmentzellen. *e* Lamina suprachorioidea. *f* Sclera.

lichen Stellen das Tapetum durchbohren und mit der Choriocapillaris im Zusammenhang stehen.

c) Das Tapetum (Fig. 335 *c*) ist eine gefäfslose Membran, welche nur am Augenhintergrunde auftritt und dem Schweine fehlt. Schon



Brücke ([34]) unterschied zwischen einem Tapetum fibrosum bei den Wiederkäuern und Einhufern und einem Tapetum cellulosum bei den Fleischfressern; so auch Sattler ([235]) und Preufse ([212]).



Fig. 336. Tapetzellen vom Hunde, im senkrechten Schnitt. Formalin-Alkohol, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. ca. 1000fache Vergr.

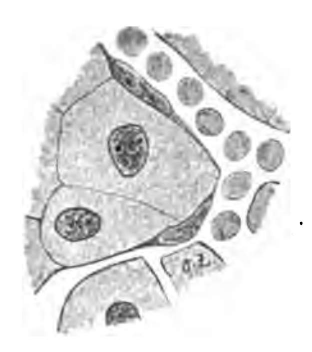


Fig. 337. Tapetzellen vom Hunde, von der Fläche gesehen. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. Knapp 1000fache Vergr. Zwischen die Zellen gräbt sich ein Rinnensystem ein, in welches von aufsen eingesenkt die Gefäfse der Choriocapillaris liegen.

Das Tapetum ist im Zentrum am stärksten, wird nach dem Rande zu allmählich schwächer und verliert sich schliefslich. Preufse fand den gröfsten Durchmesser beim Pferde 0,4 mm und bei den Wiederkäuern 0,3 mm betragend. Bei diesen Tieren baut sich die Haut aus feinsten, mehr oder weniger parallel zueinander gelagerten, welligen Bindegewebsfibrillen auf, die im allgemeinen konzentrisch angeordnet sind, aus einer ganzen Anzahl häutchenartiger Bindegewebszellen mit langgestrecktem, spindelförmigen Kern (Fig. 335) und in den äufsersten Lagen aus vereinzelten plumpen, meist walzen- oder spindelförmigen Pigmentzellen. Bei Hund und Katze mifst das Tapetum an der stärksten Stelle 0,1 bezw. 0,15 mm im Durchmesser (Preufse); es besteht aus eigenartigen Zellen, die nach Brücke glatt, gekörnt und unregelmäfsig-sechseckig geformt sind und Durchmesser von 0,021 bis 0,049 mm aufweisen. Sie sind plattgedrückt, wie Fig. 336, die einen Querschnitt durch solche Zellen zur Anschauung bringt, deutlich zeigt. Ihr Kern ist kugelig oder länglich-oval geformt, bei der Katze oft zu Ecken ausgezogen. Die körperlichen Elemente im Protoplasma stellen sich bei der Katze bei stärkerer Vergröfserung als nadelförmige, zu Reihen angeordnete Kristalle dar (Schultze[247]), die oft zu Bündeln derart zusammengelagert sind, dafs

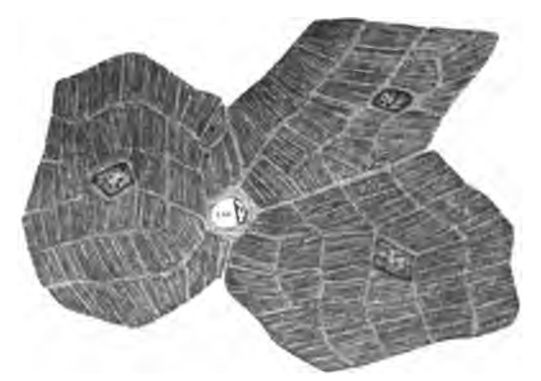


Fig. 338. Tapetzellen von der Katze. Sublimat, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. ca. 1000fache Vergr. In der Mitte zwischen den 3 mit krystallinischen Nadeln erfüllten Zellen ein im Flächenschnitt quergetroffenes Gefäfs.

etwa quadratische Felderungen in der Flächenansicht sichtbar werden (Fig. 338), wie es ähnlich auch Preufse ([212]) schildert. Im Tapetum des Hundes finden sich Zellen ganz anderer Struktur. Ihr helleres Protoplasma zeigt nur leichte wolkige Trübungen (Fig. 337); sie sind auch kleiner als die der Katze (Fig. 338) und besitzen einen relativ gröfseren Kern. Nach Heidenhainscher Färbung machen sich Kittlinien zwischen den Zellen deutlich bemerkbar, so dafs diese sehr scharf begrenzt erscheinen. Diese Kittsubstanz fehlt den geschilderten Zellen des Katzentapets; jedoch findet sich an dessen äufserer Oberfläche, an der Grenze zur Choriocapillaris, noch eine Schicht anders gearteter platter Zellen, die ganz den Tapetelementen des Hundes entsprechen, sich also ohne weiteres von den übrigen Zellen abheben. Die fraglichen Zellen liegen im Zentrum des Tapets nach Sattler ([235]) in 5—6 Lagen, nach Preufse 10- (Hund) bezw. 15fach (Katze) übereinander. Ich kann die letzteren Funde bestätigen: es lassen sich bei der Katze sogar noch mehr Zellschichten nachweisen. Nach der Peripherie des Tapetums hin nehmen die Schichten an Zahl ab bis zu einer Zellage, und auch diese schwindet schliefslich nach unregelmäfsiger Unterbrechung vollständig. Nach Sattler sind die Zellen des Tapetum cellulosum als modifizierte Endothelzellen anzusehen. Er fand nämlich bei allen Tieren an der äufseren Oberfläche der Choriocapillaris ein Endothelhäutchen, und dieses sieht er als erste Anlage eines Tapetums bei allen Säugetieren an; bei den Raubtieren speziell ist der physiologische Zweck starker Lichtreflexion durch Elemente der Chorioidea dadurch erreicht, dafs jene Zellenlage mehrschichtig und derart umgebildet wird, dafs die geforderte Bedingung erfüllt werden kann. Das Tapetum fibrosum hingegen findet sein Homologon in dem pigmentlosen elastischen Netzwerk, welches Sattler stets in Verbindung mit der Kapillarschicht und dem subkapillären Endothelhäutchen sah. Es hat demnach in gewissem Sinne auch das Schwein ein Tapetum: „Nach aufsen von dem Endothelhäutchen kommt eine sehr dünne Lage aufserordentlich zarter, schwach lichtbrechender, leicht welliger Fasern, welche, in verschiedener Richtung verlaufend, ein sehr lockeres Netzwerk bilden.“ Wie oben schon angedeutet, hat das Tapetum keine eigenen Blutgefäfse und wird in gewissen Abständen von feineren arteriellen und venösen Ästchen (Fig. 338) durchbohrt, welche in der Choriocapillaris in radiär ausstrahlende arterielle Kapillaren übergehen bezw. aus sternförmig sich vereinigenden venösen Kapillaren entspringen. Diese Sternfiguren sind die Stellulae vasculosae (Winslowii), die vor allem bei den Tieren gut ausgeprägt sind.

d) Die Lamina choriocapillaris (Fig. 334 und 335 *b*) setzt sich aus obengenannten Kapillargefäfsen zusammen; diese verlaufen in einer pigmentfreien homogenen Grundmasse, welche, wie oben erwähnt, nach Sattler von dem Stroma chorioideae durch ein kontinuierliches Endothelhäutchen (Stratum subcapillare) getrennt erscheint, und bilden die Endverzweigungen der Art. ciliares posteriores breves. Sie erstrecken sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven aus, wo sie mit Verzweigungen der Gefäfse des Nervus opticus kommunizieren, bis zur Ora serrata hin, um dort beim Menschen, wie die Chorioidea selbst, von der Fläche gesehen in einer Zickzacklinie zu enden. Es gehört also die Choriocapillaris nur der Aderhaut an und erstreckt sich nicht auf den Ciliarkörper hinüber. Anderseits finden sich nur so weit Kapillaren, als die Retina

reicht. Das deutet darauf hin, dafs dieselben bei der Ernährung der äufseren gefäfsfreien Schichten der Retina eine Rolle spielen. In der Gegend des schärfsten Sehens, im Gebiete der Macula lutea, sind beim Menschen die Kapillarschlingen besonders eng. Entgegen allen Angaben über das Fehlen von echten Lymphgefäfsen im Bulbus will Alexander (6) bei Pferd, Rind und Schaf in der Höhe des Tapetums, und zwar zwischen diesem und der Choriocapillaris, eine Schicht von Lymphkapillaren nach Silberimprägnation nachgewiesen haben, deren Abflufswege ihm aber unbekannt geblieben sind.

e) Die Lamina basalis (Fig. 334 und 335 *b*) grenzt die Choriocapillaris nach innen zu ab, ist mit ihr sehr innig verbunden und stellt die innerste Schicht der Chorioidea dar. Sie ist nach dem Entdecker Bruch (32) eine glashelle, elastische, bis zu 2 μ dicke Haut, welche an ihrer äufseren Fläche faserige Struktur erkennen läfst, also zweischichtig ist (Sattler 285). Smirnow (255) gelang es, die äufsere faserige Lage als eine aus elastischen Netzen aufgebaute Schicht zu erkennen, die er das Stratum supracapillare nennt. Zwischen diese beiden Lagen schiebt sich nach Salzmann (238) gegen den Ciliarkörper hin eine Schicht welligen Bindegewebes ein; diese Verhältnisse erhalten sich über den gesamten Orbiculus ciliaris hin; erst im Gebiete der Corona ciliaris verliert sich das äufsere elastische Flächennetz allmählich. An der Innenfläche zeigt die Grenzmembran polygonale Felderung, die durch Eindrücke der direkt anliegenden Pigmentepithelien der Retina (Fig. 334 und 335 *a*) entsteht. Es sitzen somit die fraglichen Zellen in einem Gitternetz, wodurch der feste Zusammenhang der Epithelschicht der Retina mit der Chorioidea bedingt ist, den man an jedem Auge frisch getöteter Tiere beobachten kann.

Die Chorioidea erhält ihr arterielles Blut in der Hauptsache durch die Art. ciliares posteriores breves (Fig. 415 *a*), die am Augengrunde die Bulbuswand durchdringen und nach Bach (18) beim Pferde nicht um die Sehnerveneintrittsstelle, sondern um den hinteren Pol als Zentrum angeordnet sind. Beim Rinde ist dieses Feld, in welchem die fraglichen Gefäfse die Sclera durchbohren, elliptisch geformt mit einer horizontal liegenden langen Achse, bei Hund und Katze kreisrund, und beim Pferde treten die Arterien in Kreuzform im horizontalen und vertikalen Meridian an den Bulbus heran. Jedoch geben bei den Tieren entgegen den Verhältnissen beim Menschen auch die Art. cil. post. longae (Fig. 415 *b*; s. unter Gefäfse des Ciliarkörpers) während ihres Verlaufes aufsen an der Sclera und zwischen Sclera und Chorioidea zahlreiche kleine Äste (Fig. 415 *b'*) für die Gefäfshaut ab, die man ebenfalls als Art. cil. post. brev. bezeichnet. Die hinteren kurzen Ciliararterien liegen nach ihrem Eintritt in die Chorioidea (Fig. 415 *m*) zunächst ziemlich oberflächlich zwischen den Elementen der Lamina suprachorioidea. Ganz allmählich dringen die geschlängelten Gefäfse tiefer ein, indem sie sich fortwährend dichotomisch teilen, so dafs die feinsten Zweige nahe der inneren Oberfläche zu liegen kommen, wo sie sternförmig ausstrahlend in das Kapillarsystem der Choriocapillaris übergehen. Dort, wo das Tapetum zwischen Eigenschicht und Choriocapillaris sich einschiebt, finden sich senkrecht zur Oberfläche der Bildung durchtretende Äste, die die Verbindung zwischen den feineren Gefäfsen der

Eigenschicht und den Kapillaren herstellen, an das Tapetum aber keine Äste abgeben. Zum Teil erhält die Chorioidea auch durch die Art. recurrentes (Fig. 415 *o*) aus dem Ciliarkörper arterielles Blut; diese Stämme werden von den Art. cil. post. longae (Fig. 415 *b*) und den Art. cil. ant. (Fig. 415 *c*) gespeist. Die Kapillaren der Chorioidea sammeln sich sternförmig zusammenfliefsend (Stellulae vasculosae Winslowii) zu kleinen Stämmchen, die an fraglicher Stelle das Tapetum senkrecht durchbohren, allmählich zu stärkeren Ästen zusammenfliefsen und dabei an die äufsere Oberfläche der Chorioidea gelangen. Hier bilden sie durch ihren eigenartigen Verlauf schöne Sternfiguren. Man sieht nämlich an einem der Sclera beraubten Bulbus, dafs die Venen, die sich auf dem schwarzbraunen Untergrunde als helle Streifen bemerkbar machen, zu gewöhnlich 4 Zentralpunkten radiär zusammenfliefsen, so dafs auf diese Weise haarwirbelartige Figuren entstehen, die einem jeden abführenden Gefäfs den Namen Vena vorticosa eingebracht haben. Die Scheitelpunkte der betreffenden Bildungen liegen meist etwa in der Höhe des Äquators des Bulbus (Schwalbe [251]), nach Leber ([168]) aber oft in der Gegend des Orbiculus ciliaris, also weiter corneawärts. Die auch als Venae ciliares posteriores bezeichneten Wirbelvenen (Fig. 415 *h*) durchbohren die Sclera und nehmen die Muskelvenen auf. Sie führen nun aber nicht nur das Blut der Chorioidea ab, sondern sie dienen für die gesamte mittlere Augenhaut, also auch für den Ciliarkörper und die Iris, als Ableitungsröhren. Es bilden, wie Leber nachgewiesen hat, bei den meisten unserer Haussäugetiere die vom Ciliarkörperrand der Chorioidea zu den Wirbeln hinführenden venösen Äste etwa an der Grenze zwischen beiden Abschnitten der mittleren Augenhaut einen aus quergestellten Maschen sich zusammensetzenden mehrfachen Kranz von Anastomosen, den Circulus venosus Hovii, in den sich die aus dem Ciliarkörper (Fig. 415 *o'*) und der Iris herkommenden Venen einsenken. Nach Flemming ([78]) ist der venöse Kranz vor allem beim Rinde stark ausgebildet. Von dem geschilderten Verhalten machen Hund und Katze eine Ausnahme, wie H. Virchow ([284]) gezeigt hat. Bei diesen Tieren fliefsen die Venen der mittleren Augenhaut in der Nähe des Ciliarrandes der Chorioidea oder etwas hinter demselben gelegen zu 14—15 (Hund) bezw. bis zu 17 (Katze) Hauptgefäfsen zusammen. Bei diesen Tieren gleichen die Gefäfsfiguren nicht Haarwirbeln, sondern mehr Pinseln, weshalb Virchow dieselben Penicilli genannt hat. Abweichend verhalten sich nur die Abschnitte der chorioidealen Venen, welche zu den über und unter dem horizontalen Meridian gelegenen vier Sammelstellen gehören. An diesen ist der Vortexcharakter einseitig und zwar auf der dem horizontalen Meridian zugewendeten Seite erhalten. Virchow nennt diese Bildungen deshalb Semivortices. Es existieren also 4 Semivortices und 10 (11) Penicilli beim Hunde bezw. 13 Penicilli bei der Katze. Die Semivortices ergiefsen ihr Blut in Vv. vorticosae, die Penicilli zum Teil ebenfalls in diese, zum Teil in den Plexus venosus des Scleralrandes.

Von Nerven finden sich in der Aderhaut die Verzweigungen der die Sclera durchbohrenden Nn. ciliares longi und breves. Sie verlaufen in der Lamina fusca bis zum Ciliarkörper hin, um von hier aus diesen, die Iris und die Hornhaut zu versorgen, geben aber auf dem Wege dahin zahlreiche Ästchen mit markhaltigen und markfreien Fasern

ab, die in der Suprachorioidea einen ganglienzellhaltigen Plexus bilden und von diesem aus zu den Gefäfsen des Stroma chorioideae markfreie vasomotorische Elemente abgeben. Die Ciliarnerven selbst haben Gutmann ([102]) und Halm ([105]) näher untersucht. Nach diesen sind die intraoculären Teile der Nerven von 2 Seiten mehr oder weniger stark zusammengedrückt, erscheinen im Querschnitt also oval oder elliptisch. Sie besitzen neben einzelnen stärkeren vorwiegend feine markhaltige Fasern und vereinzelte markfreie. Die Nervenscheide ist beim Schweine und Kalbe besonders zart und beim Hunde und Schweine nicht pigmentiert, während bei der Katze und dem Kalbe dort einzelne Pigmentzellen anzutreffen sind. Die extraorbitalen Teile der kurzen und langen Ciliarnerven dagegen enthalten beim Hunde nur mit Mark versehene Fasern.

Die Chorioidea der Vögel zeichnet sich vor der der Säuger durch eine ganz beträchtliche Dicke aus (Wittich [295]). Sie ist ebenfalls ziemlich stark, aber nicht gleichmäfsig dicht pigmentiert. Die fraglichen braunen Bindegewebszellen zeigen eine recht zierliche Verästelung und enthalten in dichter Anhäufung ein sehr feinkörniges Pigment, das sich wesentlich vom Retinalpigment und auch von dem im Pecten vorkommenden unterscheidet (s. unten). Das Pigment soll nach Wittich auch im Sarcolemm von quergestreiften Fasern eines durch ihn in der Chlorioidea entdeckten Muskelnetzes sich finden, das auch Rumszewicz ([280]) bei einzelnen Arten nachweisen konnte. Neben den reichlichen Blutgefäfsen in der Chorioidea findet sich in der äufseren Hälfte dieser Haut ein im Schnitt grofsblasiges Lückensystem mit zarten zwischenliegenden Scheidewänden und meist einem feinkörnigen Inhalte. Man kann, da in den Blutgefäfsen die roten Blutkörperchen sehr gut erhalten sind, diese mit geronnenen Massen gefüllten Räume, die von der Sehnerveneintrittsstelle bis etwa zum Äquator hin sich erstrecken, nur als Lymphräume, als stark erweiterte Suprachorioidealspalten auffassen. Nach aufsen sind sie von einer Schicht dicht pigmentierten Gewebes von der Sclera getrennt. Auch Rumszewicz u. a. erwähnen diese cavernösen Räume, die in keiner unmittelbaren Verbindung mit Blutgefäfsen stehen.

2. Der Ciliarkörper, Corpus ciliare.

Das Corpus ciliare (vgl. Fig. 327 und 328, *k*, *l*, *m*) schliefst sich der Chorioidea corneawärts an. Es erstreckt sich von der Ora serrata, also derjenigen Stelle, an welcher die vielschichtige innere Lamelle der Retina in die einschichtige innere Epithellage der Pars ciliaris retinae übergeht, bis zur Basis der Iris. Beim Menschen erfolgt, von hinten betrachtet, der Übergang der Chorioidea in den Ciliarkörper in einer gezackten Linie; bei den Tieren ist diese eine regelmäfsige. Sie läuft dem Äquator mehr oder weniger parallel und zeigt nur beim Pferde Unebenheiten in stärkerem Mafse; zu regelmäfsiger Zähnchenbildung kommt es jedoch ebenfalls nicht. Der Ciliarkörper bildet in Meridionalschnitten ein annähernd gleichschenkliges Dreieck, dessen kurze Basis nach der Iris, dessen Spitze nach der Chorioidea hin gelegen ist. An der inneren, langen Seite sitzen die Ciliarfortsätze, an der äufseren der Ciliarmuskel. Der Ciliarkörper läfst ohne Schwierigkeit drei Abteilungen erkennen, den Orbiculus ciliaris als direkte Fortsetzung der Chorioidea, die Corona ciliaris, den faltentragenden Hauptteil, und den aufsen aufliegenden Musculus ciliaris. Bei Betrachtung des Ciliarkörpers nach Wegnahme der optikusseitigen Bulbuswand sieht man, dafs der gesamte Ciliarkörper einen Ring darstellt, der bei allen den Tieren, welche eine querovale Pupille besitzen, an der nasalen Seite und dem anschliefsenden Teile des unteren Quadranten ziemlich beträchtlich eingezogen erscheint. Der Chorioidea schliefst sich zunächst ein verhältnismäfsig glatter Teil in verschiedener Breite an, der niedrige, meridional gestellte Leistchen trägt, der Orbiculus ciliaris (Henle) (Fig. 327 und 328 *m*). Dieser fehlt an der nasalen Seite des Ciliarkörpers dort, wo also der Ring eingezogen erscheint, fast vollständig. Von den genannten Leisten fliefsen mehrere zusammen und bilden viele plötzlich höher werdende, nach der Linse hin ausstrahlende Blätter in meridionaler Anordnung, deren Anzahl bei den einzelnen Tieren verschieden ist. Die mit sekundären Erhebungen ausgestatteten Falten sind verschieden stark ausgebildet;

sie sitzen dem Hauptteile des Ciliarkörpers, der sog. Grundplatte (Fig. 327 und 328 k), auf und werden als Processus ciliares (Fig. 327 und 328, k') bezeichnet. Sie reichen mit ihrer Basis bis an die Iriswurzel und ziehen sich entgegen den Funden H. Virchows ([281]) bei den Einhufern (Fig. 344) und Wiederkäuern zum Teil eine grofse Strecke auf die retinale Fläche der Iris hin. Bei Hund und Katze sind sie schlank, bei den Huftieren aber dick und mit zahlreichen gewundenen Wülsten (Gyri) an der Oberfläche versehen (H. Virchow), so dafs in Meridionalschnitten ein fast unentwirrbares Durcheinander entsteht. Auferdem hat Virchow vor allem beim Kaninchen zwischen den meridional angeordneten Ciliarfalten eine äquatoriale Querplatte entdeckt, die die einzelnen Falten miteinander verbindet und ihnen gleichsam als Stütze dient. Er nennt sie „Sims". Das Sims konnte er auch deutlich bei Hund und Katze nachweisen, während bei den Huftieren dasselbe wegen starker Wulstbildung der Falten nicht zu erkennen ist. Grundplatte und Fortsätze zusammen bilden die Ciliarkrone, Corona ciliaris. Löst man die äufsere Augenhaut von der mittleren ab, so findet man in der Gegend des Ciliarkörpers einen grauen Ring, der sich sehnervenwärts allmählich in der braunen Färbung der Chorioidea verliert. Dieser Ring wird durch den von Brücke und Bowman entdeckten Ciliarmuskel (Fig. 327 und 328 l) gebildet.

a) Der Orbiculus ciliaris (vergl. Fig. 328) bildet die direkte Fortsetzung der Chorioidea, ist aber in Meridionalschnitten leicht von dieser dadurch zu unterscheiden, dafs er eine Zunahme des Dickendurchmessers aufweist, und dafs mit den Sehelementen in der Retina in der Aderhaut die Choriocapillaris und deren dicht anliegendes Endothelhäutchen (Sattler[235]) aufhört. Es fehlen diese Schichten dem gesamten Ciliarkörper. Im übrigen zeigt dessen Gewebe einen mehr fibrillären Charakter, d. h. collagene Elemente sind hier reichlich vertreten und diese stark durchsetzt von pigmentierten Bindegewebszellen. Die Gefäfse verlaufen in der Hauptsache radiär. Den inneren Abschlufs bildet die Fortsetzung der Bruchschen Membran der Chorioidea, die jedoch im Bereiche des gesamten Ciliarkörpers bis zur Iris hin nach H. Müller ([194]) zum Teil die Eigenschaften einer Glashaut verloren hat, dicker und weniger leicht sichtbar erscheint; die genaueren Verhältnisse wurden S. 441 geschildert. Sie besitzt an ihrer Innenfläche, ähnlich wie an der Chorioidea, netzförmig angeordnete leistenartige Verdickungen (Reticulum der Glashaut), die aber nur in bestimmten Bezirken gut ausgeprägt sind (Salzmann[233]). In den dazwischenliegenden Nischen sitzt das Pigmentepithel der Pars ciliaris retinae fester an als in anderen Partien, die solcher Leisten entbehren.

b) Die Corona ciliaris zeigt in ihrer Grundplatte denselben mikroskopischen Aufbau wie der Orbiculus. Von ihr aus gehen nach innen die zahlreichen mehr oder weniger radiär gestellten, zum Teil mit sehr komplizierter Fältelung versehenen bindegewebigen Ciliarfortsätze, Processus ciliares (Fig. 328 k') ab, die durch sehr grofsen Gefäfsreichtum (Fig. 329 b) ausgezeichnet sind und innen an der Oberfläche durch die Epithelschichten der Pars ciliaris retinae (Fig. 339 c und d) ihren Abschlufs finden. Zwischen dem spitzen Ende der Ciliarfalten und dem Linsenäquator bleibt bei allen Säugern ein freier Raum (Perilenticularraum), der durch die feinen Fäserchen der Zonula überbrückt wird (s. unten). Anders verhalten sich hierin die Vögel.

c) Der aus 0,05 bis 0,075 mm langen (Flemming[78]) glatten Elementen aufgebaute Musculus ciliaris (Fig. 328 und 340 l) liegt der Corona und dem Orbiculus ciliaris aufsen auf, bedeckt von der Fortsetzung der Lamina suprachorioidea, die bei den meisten Tieren den Scleralwulst noch erreicht. Er besteht bei allen unseren Haussäugern in der Haupt-



sache aus Bündeln meridionaler oder selten mehr radiär angeordneter Fasern, die sich durch schräg oder auch äquatorial verlaufende Züge miteinander zu einem Geflecht verbinden. Es entspricht also dieser Muskel dem beim Menschen von Brücke ([85]) als Tensor chorioideae beschriebenen. Ein dem Müllerschen Muskel ([196]) des Menschen gleichzustellender Abschnitt, wie ihn Bayer ([21]) für das Pferd und Martin ([178]) im allgemeinen beschreibt, ist weder beim Pferde noch bei anderen Tieren zu finden, worauf schon Flemming ([78]) aufmerksam macht. Der Muskel, über dessen genauere Längenverhältnisse bei Würdinger ([298]) nachzulesen ist, beginnt spitz am Orbiculus ciliaris in der Nähe der Ora serrata, von wo seine Fasern oft in unregelmäfsiger Anordnung zwischen den Gefäfsen des Plexus venosus Hovii liegend entspringen. Nach der Corneoscleralgrenze hin divergieren sie und enden mit feinen Sehnen einesteils — und das bei gewissen Tieren (Wiederkäuern) fast ausschliefslich — an der Innenfläche der Sclera, speziell am Scleralwulst, zum anderen an dem feinmaschigen Netzwerk der Spatia anguli iridis (s. unten), was schon Iwanoff und Rollett ([184]) beschreiben. Bei der Katze zieht ein grofser Teil der glatten Muskelzellen innen an dem genannten Maschenwerk vorüber und endet, in ein Netzwerk ausgehend, an der Basis der Iris. Dies Verhalten schildert auch Flemming ([78]). Während in der Regel in der Nähe des spitzen Endes der Spatia anguli iridis zwischen diesen und der Sclera, also aufsen auf ihnen gelegen, keine oder nur ganz vereinzelte Muskelzellen noch vorhanden sind, sah ich bei einem Spitzhunde zahlreiche glatte Elemente im Grenzringe weit nach vorn hinziehen. Diese endeten erst etwa in der Höhe der Ursprungsstelle der Irisfortsätze aus der Iris. Bei anderen Hunderassen und der Katze war dies Verhalten weniger ausgeprägt. Was den Grad der Ausbildung dieses der Akkommodation dienenden Muskels anlangt, so ist er bei den Fleischfressern am besten entwickelt, etwas weniger stark bei den Wiederkäuern und dem Schweine und sehr schwach bei den Einhufern (Fig. 340 *l*). Bei Tieren mit querovaler Pupille hat der Muskel am vertikalen Meridian nahezu die doppelte Länge dem am horizontalen gegenüber (Flemming, Würdinger), wo seine Fasern viel spärlicher und

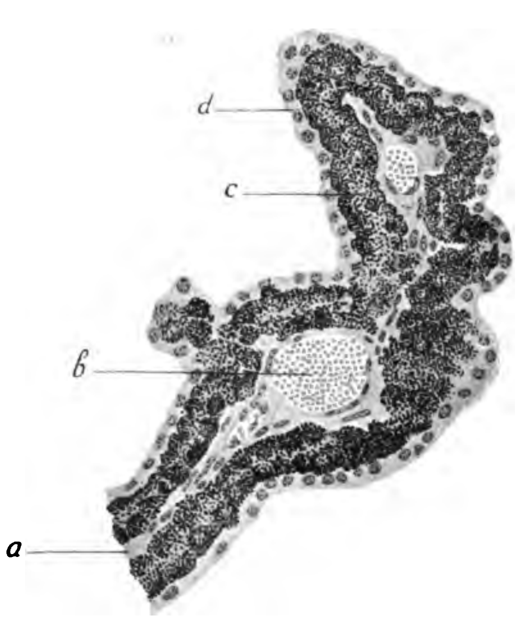


Fig. 339. Endteil eines Ciliarfortsatzes vom Rinde. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin. 290 fache Vergröfserung.

a Bindegewebiger Grundstock mit *b* teilweise sehr weiten Kapillaren. *c* Äufsere pigmentierte Epithellage. *d* Innere pigmentfreie Epithellage der Pars ciliaris retinae.

durch viel Bindegewebe getrennt sind. In dieses interfaszikuläre Bindegewebe sind bei allen Tieren mit Ausnahme des Schweines sehr reichlich pigmentierte Bindegewebszellen eingestreut. Eine Zweiteilung des Muskels in eine innere und eine äufsere Partie beim Schweine, wie sie Würdinger ([298]) beschreibt, läfst sich nicht nachweisen. Jedoch findet man ohne Schwierigkeit vor dem Ende der meridional verlaufenden glatten Fäden dicht am Scleralwulst und nach aufsen von dem kleinmaschigen Teil der Spatia anguli iridis einzelne zirkulär verlaufende Zellen, die also der Richtung, nicht aber der Lage nach, denen des Müllerschen Ringmuskels beim Menschen entsprechen (Iwanoff und Rollett für das Schwein, Würdinger für die Katze). Auch Rückert ([229]) konnte an der scleralen Oberfläche des Muskels äquatorial verlaufende Fäden finden; diese lagen aber weiter rückwärts. Daraus geht also hervor, dafs beim Schweine zirkuläre Fasern zwar vorkommen, aber in unregelmäfsiger Lagerung sich finden. Dafs einzelne Muskelbündel in die Ciliarfortsätze einstrahlen (Martin[178]), konnte ich nicht konstatieren.

d) Orbiculus wie Corona ciliaris sind an ihrer inneren Oberfläche von einem eigenartigen zweischichtigen Epithel überzogen, das entwicklungsgeschichtlich zwar nichts mit dem Ciliarkörper zu tun hat und zur Retina gehört, welches aber aus leicht ersichtlichen Gründen besser mit dem Ciliarkörper abgehandelt wird. Dieses Epithel stellt die Pars ciliaris der Retina dar. Die äufsere einschichtige Lage von Epithelzellen erscheint pigmentiert; sie ist die direkte Fortsetzung des Pigmentepithels der Retina (s. unten) und sitzt der äufseren Grenzlamelle innen auf, und zwar in den der Chorioidea benachbarten Teilen ziemlich glatt; nach vorne zu wird die Grenze jedoch uneben, und es kommt zu den unregelmäfsigsten Epithelvorwucherungen und Verdickungen, die von Collins ([48]) und Buchanan ([37]) als echte Drüsen für die Secretion des Kammerwassers beschrieben wurden. Ebner ([68]) stimmt dieser Bezeichnung nicht zu, da diesen Epithelknospen ein Lumen fehle und dieselben nicht mit den Falten und Buchten des Ciliarkörpers zu verwechseln seien, die in Schnitten leicht Drüsenschläuche vortäuschen können. An der Grenze zur Chorioidea sind die Pigmentzellen niedrig, platt, sie werden aber bald höher und schliefslich zylindrisch. Allenthalben lassen sich an ihnen meist an der inneren oder äufseren Oberfläche Vakuolen nachweisen, die bestimmt auf eine sekretorische Tätigkeit dieser Zellen hindeuten. Das Pigment selbst gleicht dem der Pigmentepithelien der Pars optica retinae nicht. An Stelle der kristallinischen Nadeln treten beim Hunde an der Grenze sofort grobe, rundliche Pigmentkörner in den Zellen auf (Metzner[180]). Die innere Lage pigmentloser Zellen ist ebenfalls einschichtig und setzt sich in den hinteren Partien aus mehr zylindrischen Zellen zusammen mit oblongem, bläschenförmigen Kern, in den vorderen gefalteten Gegenden aus niedrigeren Zellen mit kugeligem Kern; bei den Wiederkäuern flachen sich diese zu Platten ab, welcher Form auch der Kern folgt. Diese Epithelzellen lassen beim Pferde in ihrem Protoplasma deutliche Vakuolisierungen erkennen. Auch Ebner macht auf solche beim Menschen aufmerksam. Demnach sezernieren wahrscheinlich auch diese Zellen selbsttätig, was Greeff ([89]) ebenfalls für den Menschen und Metzner für den Hund annimmt. Die innere Oberfläche der Epitheldoppelschicht ist wie die äufsere von einer

Glashaut bekleidet, von der inneren Grenzlamelle, einer kutikularen Bildung, die die direkte Fortsetzung der Membr. lim. int. der Retina (s. unten) darstellt. Auch sie besitzt in bestimmten Regionen ein Leistensystem, und zwar an der äufseren, gegen die Epithelzellen gerichteten Oberfläche; dasselbe senkt sich zwischen die Zellen ein, erreicht die Leisten der äufseren Grenzmembran aber nicht (Salzmann[238]).

e) Die Gebilde des Iriswinkels. Den vorderen äufseren Teil des Ciliarkörpers, der in der Nachbarschaft der vorderen Augenkammer gelegen ist, nimmt ein eigentümliches Maschenwerk ein (vergl. Fig. 340), welches unregelmäfsige Hohlräume aufweist, und an dessen Aufbau sich verschiedenartige Elemente beteiligen. Das Ganze nennen wir mit J. Gerlach ([56]) Ligamentum annulare bulbi, da es ein prismatisch gestaltetes Ringband darstellt, das in Meridionalschnitten als ein dreieckiges Feld uns entgegentritt. Hans Virchow ([282]) bezeichnet es als „Netzwerk des Hornhautiriswinkels". Nach der Vorderaugenkammer zu wird das Schwammgewebe durch die Irisfortsätze (Iwanoff und Rollett[184]; Fig. 340 *e* und 341 *d*) abgegrenzt, welche von der Iriswurzel zum Corneoscleralbord hinziehen (Fig. 344 *k*) und gewisse eigenartige Verbindungen mit der Membr. elast. post. corneae eingehen (Fig. 340 *f* und 341 *c* und *e*). In ihrer Gesamtheit stellen sie das Ligamentum pectinatum iridis dar. Das hinter diesen Irisfortsätzen liegende Schwammgewebe, das man aber auch zum Ligamentum pectinatum rechnen kann (Schwalbe[253], Asayama[11] u. a.), wird durch die Balken der Spatia anguli iridis (Fig. 344 *m*) oder des Fontanaschen Raumes gebildet. Es sind das Lymphräume, die untereinander und mit der vorderen Kammer in offener Verbindung stehen, also als peripher vorgelagerte Teile dieser Kammer betrachtet werden können und wie diese mit Humor aqueus erfüllt sind. Dies Maschenwerk zeigt sowohl bei den Huftieren wie auch bei den Fleischfressern, bei denen es sich tief in den Ciliarkörper hineinsenkt, eine wesentlich stärkere Ausbildung als beim Menschen. Die äufsere Begrenzung des Ligamentum annulare bulbi bildet die Sclera, die bei allen Tieren in der vorderen Hälfte des Ciliarkörpers zum sog. Scleralwulst nur sanft nach innen vorgewölbt erscheint. Dieser ringförmige Wulst bildet die Ansatzstelle des Musculus ciliaris (Fig. 328 *b'*). An der inneren Oberfläche der Sclera zieht ein eigenartiges zellreiches Gewebe vom Corneoscleralborde aus — dort aber nach aufsen von der Membrana elastica posterior der Cornea gelegen (Fig. 341 unterhalb *g*) — bis zum Scleralwulste hin und zum Teil über ihn hinaus. Diese Gewebsteile nennt Schwalbe ([253]) den Grenzring (Fig. 340 *h* und 328 *2*). Nach innen zu werden die Räume des Iriswinkels durch die Iriswurzel (Fig. 340 *c*) und den benachbarten Teil der Grundplatte des Ciliarkörpers abgegrenzt.

α) Die Irisfortsätze (Fig. 328 *i*, 340 *e* und 341 *d*) liegen in verschiedenen Meridionalebenen zu mehreren hintereinander (Königstein[146], Schwalbe[251]) und stellen mehr oder weniger starke, rundliche, bindegewebige Balken dar, die von der Basis der Iris ausstrahlen und teilweise konisch sich zuspitzend nach der Corneoscleralgrenze hinziehen. Nach rückwärts gehen sie bei den meisten Tieren ohne scharfe Grenze in das feinere Balkenwerk der Spatia anguli iridis über, dessen Fasern von der Grundplatte des Ciliarkörpers abzweigen. An der äufseren Augen-

haut angelangt (Fig. 340 *f* und 341 *c* und *e*), verbinden sich die Irisfortsätze derart mit der Membr. elast. post., daſs die vordersten, wie Königstein, Angelucci (9) und Straub (266) zeigten, bei den Huftieren im rechten, bei den Fleischfressern in einem spitzen Winkel in die Membran eindringen und diese vollständig durchbohren (Königstein und Angelucci; Fig. 340 *f* und 341 *e*). Jenseits der elastischen Haut biegen die bindegewebigen Balken um, verbinden sich mit benachbarten durch Brücken und treten mehr oder weniger innig zu den Elementen des Grenzringes (s. unten) in Beziehungen. Straub dagegen nimmt an, daſs die Irisfortsätze von Pferd und Rind die fragliche Haut nicht gänzlich durchbohren. Die Verbindung zwischen Descemetscher Haut und den Irisfortsätzen ist aber eine noch innigere dadurch, daſs die elastische Haut die Enden der Fortsätze mit der eigenen Substanz gewissermaſsen umgieſst, dieselben an ihrer Oberfläche also ein Stück nach der Iriswurzel hin umscheidet (Ciaccio[46]; Macdonald[169] u. a.; vgl. Fig. 340 bei *f* und 341 *e*). Die Descemetsche Membran endet aber erst ein Stück hinter der Insertionsstelle der eigentlichen Irisfortsätze und nimmt auf dem Wege dahin noch eine Anzahl von zarteren Balken aus dem Maschenwerk der Spatia anguli iridis in gleicher Weise auf (Fig. 340 bei *g* und 341 *f*). Sie endet stumpf, jedoch, von der Fläche betrachtet, nicht in einer geraden, sondern in einer gezackten Linie (Dostoiewsky[62]). Nach dem Ende hin nimmt die Haut allmählich an Masse, also an Durchmesser, ab und endet schlieſslich, ohne sich aber in die elastischen Anteile des Grenzringes aufzufasern. Das Gewebe des Grenzringes (Fig. 340 *h*) liegt in Form eines schmalen Stranges nach auſsen von der Descemetschen Haut, schiebt sich also zwischen die Tunica fibrosa und die elastische Membran ein, so daſs deren Endteile von der Sclera sich etwas abwenden. In dieser Höhe tritt das Gewebe des Grenzringes mehr oder weniger innig mit den die Membr. elast. post. durchbohrenden Irisfortsätzen in Verbindung, ohne aber die vordersten derselben zu erreichen. Einzelne Elemente des Ringes bohren sich in die äuſseren Schichten der Endteile der Tunica elastica posterior ein, wie Fig. 341 bei *g* deutlich zeigt. Die elastischen Elemente des Grenzringes sind alle äquatorial angeordnet, in Meridionalschnitten also quergetroffen, wie es in ähnlicher Weise Prokopenko (214) für den Menschen schildert. Entwicklungsgeschichtlich betrachtet durchbohren die Irisfortsätze nicht etwa aktiv die Descemetsche Membran, sondern die primäre Bildung sind die Fortsätze, wie Angelucci (9) zeigte; erst sekundär erreicht die peripher sich weiterbildende Descemetsche Haut dieselben und umwächst sie derart, daſs sie einesteils deren Oberfläche umscheidet, anderenteils in der ursprünglichen Richtung an der Innenfläche des Grenzringes sich verlängert. Sie ist ein Abscheidungsprodukt der Endothelzellen der vorderen Augenkammer, welche aber nur in gewisser Ausdehnung, d. h. nicht in der Gesamtheit, die Fähigkeit besitzen, eine Cuticula zu bilden.

Das Gewebe der mehr oder weniger runden Irisfortsätze (Fig. 340 *c* und 341 *d*) ist ein collagenes ohne Beimengungen von elastischen Elementen, enthält aber sehr reichlich pigmentierte Bindegewebszellen, die sich in der Nähe der Oberfläche der Balken besonders anhäufen. Daſs die Irisfortsätze beim Pferde, bei dem sich die einzelnen

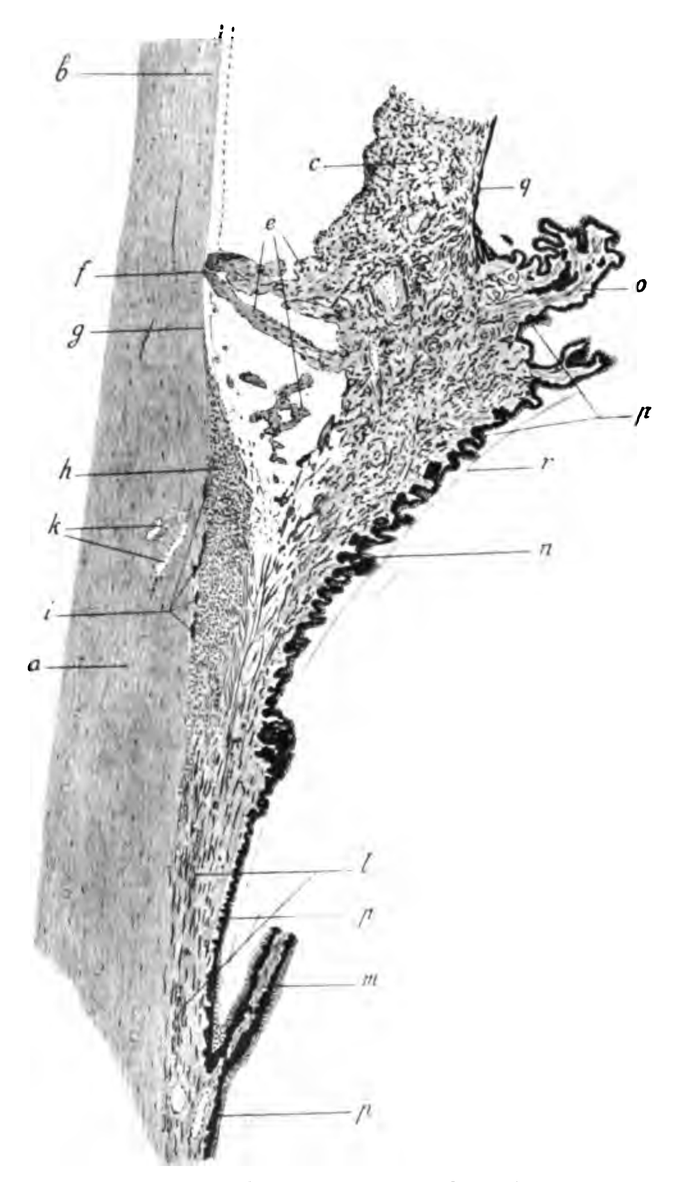


Fig. 340. Meridionalschnitt durch den Iriswinkel mit dem Ligamentum pectinatum vom Pferde. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Säurefuchsin-Pikrinsäure. ca 22fache Vergr. *a* Sclera. *b* Cornea mit der Descemetschen Haut, nach aufsen von Scleragewebe überlagert. *c* Iris abgeschnitten (Iriswurzel). *e* Irisfortsätze, deren einer bei *f* die Lam. elast. post. der Cornea gänzlich durchbohrt; letztere (*g*) verjüngt sich rückwärts und endet schliefslich, ziemlich scharf begrenzt, nachdem sie auf dem Wege dahin verschiedentlich noch zartere Balken an deren Insertionsstellen in der geschilderten Weise umscheidet hat. Zwischen den Irisfortsätzen und den übrigen Balken die Spatia anguli iridis. *h* Grenzring, dessen Gewebe sich corneawärts zwischen Sclera und die Endpartie der Descemetschen Haut einschiebt. *i* Durchschnitte durch Zweige des Plexus ciliaris venosus (Schlemmschen Kanales). *k* Sclerale Gefäfse, die vom Schlemmschen Kanale abziehen. *l* zwei schmale Bündel des M. ciliaris. *m* Abgeschnittener Ciliarfortsatz, der beim Pferde in aufserordentlich komplizierte Falten gelegt ist. *n* Kleine Fältchen an der inneren Oberfläche der Grundplatte des Ciliarkörpers im Tale zwischen 2 Ciliarfortsätzen, durch das der Schnitt geführt ist. *o* Ciliarfortsätze an der Hinterfläche der Irisbasis sitzend. *p* Pars ciliaris retinae. *q* Pars iridica retinae. *r* Fäden der Zonula ciliaris s. Zinnii.

Gewebsbalken in unregelmäſsiger Weise durch Querstränge miteinander verbinden (Königstein[146]), im horizontalen Meridian nahezu pigmentfrei sind (Straub[265]), läſst sich nicht aufrechterhalten. Bei Hund und Katze sind die Irisfortsätze sehr zart und vor allem im senkrechten Meridian sehr lang. Diese besondere Länge ist dadurch bedingt, daſs die fraglichen Gebilde in stark spitzem Winkel ziemlich weit vor der Iriswurzel in die Descemetsche Haut sich einsenken. An der Oberfläche sind die Irisfortsätze allseitig von Endothel überzogen, einer Fortsetzung des Endothels der hinteren Grenzmembran der Cornea.

Fig. 341. Einpflanzung der Irisfortsätze in die Descemetsche Haut beim Pferde. (Meridionalschnitt; nach demselben Präparat wie Fig. 340) 74fache Vergr.
a Corneagewebe. *b* Lamina elastica posterior mit Endothel. *c* Die elastische Masse umgieſst die peripheren Enden der Irisfortsätze *d*. Bei *e* durchbricht ein Irisfortsatz die Descemetsche Haut. *f* Kleine Balken der Spatia anguli iridis im Schrägschnitt, ebenfalls von der Masse der Elastica umhüllt. *g* Grenzringgewebe, dessen Fasern z. T. in der elastischen Haut sitzen. *h* Scleralgewebe.

β) Rückwärts von den Irisfortsätzen schlieſst sich, nicht scharf abgesetzt, das Balkenwerk der Spatia anguli iridis, des Fontanaschen Raumes an, über dessen Elemente man beim Menschen geteilter Meinung ist (cf. Ebner[68] S. 778). Bei den Tieren setzen sich die Balken jedenfalls nur zum Teil aus fibrillärem Bindegewebe zusammen, wie Färbungen mit Säurefuchsin-Pikrinsäure dartun. Die vorderen polygonalen gröſseren Maschen werden durch stärkere, rein bindegewebige Züge gebildet; je mehr man aber nach rückwärts geht, wo die Maschen enger und langgestreckt werden und sich aus feinsten Fäden aufbauen, um so mehr verschwindet bei Säurefuchsin-Pikrinsäure-Tinktion die rote Färbung. Man sieht dort relativ nur wenige, sehr zarte, teils meridional, teils äquatorial verlaufende rote Fäden, die auch aus einer Richtung in die andere abbiegen und mit dem umgrenzenden Bindegewebe in Zusammenhang stehen, nach Masse aber in den Hintergrund treten. An deren Oberfläche und zwischen denselben ausgespannt findet sich vielmehr ein bei genannter Färbung gelb erscheinendes Netzwerk, welches vor allem bei schwacher Vergröſserung deutlich in den Vordergrund tritt. Dieses Netzwerk ist kernhaltig; es entpuppt sich bei näherer Betrachtung

als aus einzelnen, zum Teil mit Fortsätzen versehenen Zellen gebildet, die nach den Irisfortsätzen zu in deren Endothelbekleidung direkt übergehen. Schwalbe ([258]) nimmt an, dafs diese Zellen in „elastische Plättchen" sich umwandeln; eine Färbung derselben mit Resorcin-Fuchsin läfst sich jedoch niemals erzielen. Es lassen sich auf diese Weise elastische Elemente in den Maschen der eigentlichen Spatia anguli iridis überhaupt nicht nachweisen. Überdies ist das Maschenwerk von mehr oder weniger zahlreichen pigmentierten Zellen durchsetzt, die die übliche Form besitzen.

γ) Das Gewebe des Grenzringes (Fig. 328 *2* und 340 *h*) ist vor allem bei den Einhufern stark ausgebildet, kommt aber auch in reichlicher Menge bei den Wiederkäuern und etwas weniger ausgeprägt bei dem Schweine vor; Hund und Katze besitzen dagegen nur eine sehr schmale Zone dieses eigenartigen Gewebes, welches nach Martin ([178]) nicht nur den Fleischfressern, sondern auch dem Schweine fehlen soll. Das Gewebe des Grenzringes setzt sich zusammen aus feinsten, in der Hauptsache zirkulär verlaufenden, lockerer gefügten Fasern, die in den hinteren, dem Äquator näher gelegenen Partien dichter werden, sich zu Platten aneinanderlegen und mit den Fasern der Endsehne des Musculus ciliaris sich mischen. Die Fasern sind nicht wie beim Menschen nur elastisch (Schwalbe) oder, wie Schwalbe für die Tiere angibt, den elastischen nahestehend, sondern sie stellen einesteils kollagene Elemente dar, wie Färbungen mit Säurefuchsin-Pikrinsäure beweisen, anderenteils finden sich neben diesen leimgebenden Fasern zahlreiche feinste elastische Fäden, die ebenfalls äquatorial angeordnet und durch Resorcin-Fuchsin deutlich darstellbar sind. Beide Teile lassen sich also wohl differenzieren. An der Oberfläche der zarten Fäden und Platten sitzen eine grofse Anzahl platter endothelialer Zellen, die dem Grenzring im gefärbten Präparat ein körniges Aussehen verleihen, wozu auch der Umstand beiträgt, dafs die gröfste Anzahl der fädigen Bestandteile infolge der äquatorialen Anordnung in Meridionalschnitten quergetroffen ist. An der Grenze zur Sclera findet man nicht zu selten im Grenzgewebe lymphocytäre Einlagerungen, die beim Schafe in den hinter dem Schlemmschen Plexus gelegenen Teilen sogar sehr reichlich auftreten können. Die Grenze nach den Spatia anguli iridis hin ist nicht überall eine scharfe; das Gewebe lockert sich vielmehr in dieser Gegend ganz allmählich auf. Nach vorn zu schiebt sich das Gewebe ein Stück zwischen äufserer Augenhaut und Descemetscher Membran ein, wie S. 448 schon geschildert wurde. Der Grenzring ist beim Rinde oft sehr pigmentreich, weniger beim Schweine, bei den übrigen Tieren aber meist pigmentfrei.

δ) Etwa in der Höhe des hinteren sich zuspitzenden Endes der Spatia anguli iridis oder auch mehr corneawärts gelegen findet sich an der inneren Oberfläche der Sclera ein bei den Tieren nur schwach angedeuteter wulstartiger Vorsprung, der Scleralwulst (Fig. 328 *b'* und 340 in der Höhe von *h*). Dieser prägt sich nur bei den kleinen Wiederkäuern gut aus; bei den übrigen Tieren ist er weniger deutlich. Dagegen glaubt Martin ([178]), dafs bei den Fleischfressern ein besonders mächtiger Scleralwulst zu finden sei. Dem kann ich nicht zustimmen. Es ist wohl in der Höhe des Ciliarkörpers bei genannten Tieren die

Sclera aufserordentlich dick, deshalb, weil dort in ihr ein eigenartiger Venenplexus aus vielen Gefäfsen gebildet auftritt. Jedoch wölbt sich die Sclera nicht nach innen vor, wie es vom Scleralwulst gefordert wird; die Verdickung macht sich vielmehr nach aufsen hin geltend. Dafs der Scleralwulst vorwiegend aus zirkulär verlaufenden Scleralelementen sich aufbaut, wie Schwalbe ([258]) für den Menschen angibt, läfst sich bei Tieren nicht erkennen. In diesen Wulst senken sich eine ganze Anzahl der Sehnenfasern des Ciliarmuskels ein; aufserdem findet daselbst aber ein deutlicher Faseraustausch zwischen den Elementen der Sclera und des Grenzringes statt.

ε) An der Grenze zwischen Sclera und dem Grenzringe findet sich in der Höhe des Maschenwerks der Spatia anguli iridis bei allen

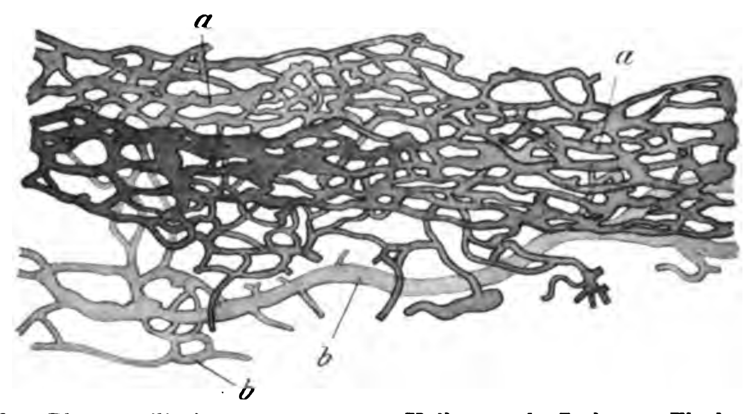


Fig. 342. Plexus ciliaris venosus vom Kalbe nach Leber. Flächenpräparat. Injektion durch eine Vena vorticosa. Sclera mit Firnis aufgehellt. *a* Circulus venosus, aus einem breiten Netze zirkulär verlaufender Venen bestehend („Plexus"). *b* Sclerale und episclerale Venen, die mit dem Plexus venosus stellenweise zusammmenhängen.

Tieren der Schlemmsche Kanal, Circulus oder Plexus venosus ciliaris (Leber), auch Sinus venosus sclerae oder corneae genannt (Fig. 328*1*, 340*i* und 415*u*). Beim Menschen stellt dieser „Kanal" nach Leber ([168]) einen Venenkranz (Circulus) dar, aus einer abgeplatteten, bis 0,25 mm breiten Vene gebildet, welche von einem oder mehreren feineren, vom Hauptstamm auf kurze Strecken sich abzweigenden Gefäfsen begleitet wird. An manchen Stellen aber löst sich die Vene in 2, 3 oder mehrere Äste auf, die sich in unregelmäfsiger Weise miteinander verbinden und wieder zu einem einheitlichen Stamm sich vereinigen. Schwalbe hingegen hält daran fest, dafs der Schlemmsche Kanal einen einfachen Kanal darstellt, der „durch quere oder schräge Brücken" in 2 bis 3 Lumina zerfällt, „die sich aber sehr bald hinter diesen zu einem grofsen Lumen wieder vereinigen". Bei den Tieren besteht der Gefäfskranz aus mehr oder weniger zahlreichen plexusartig verbundenen Venen (Fig. 342*a*), die nur ausnahmsweise auf kurze Strecken zu einem oder wenigen weiteren Gefäfsen zusammenfliefsen. Dies Verhalten fand Leber beim Hunde und den Wiederkäuern; Iwanoff und Rollett ([134]) stellten ähnliche Verhältnisse aufserdem bei Schwein und Katze und Angelucci ([9]) beim Pferde

fest. Auch beim Esel findet sich ein reich verzweigter Plexus, wie man sich an jedem Präparat leicht überzeugen kann. Bei allen diesen Tieren besitzen die einzelnen Gefäfsstämmchen, die an Meridionalschnitten (Fig. 340 *i*) in langer Reihe hintereinander liegen, einen nur sehr geringen Durchmesser, so dafs bei oberflächlicher Betrachtung in nicht injizierten Präparaten der Plexus leicht übersehen werden kann. Die meisten der Gefäfsstämme liegen genau zwischen Grenzring und Sclera, so dafs die äufsere Umgrenzung der Gefäfse, die als selbständige Wand nur das Endothelrohr besitzen, von festem Scleralgewebe, die innere von dem zarten Fädenwerk des Grenzringes gebildet wird. Eine Anzahl von Venen rückt von der Sclera ab, liegt also ganz in dem zellreichen Gewebe des Grenzringes, und auch das umgekehrte Verhalten läfst sich konstatieren. Dafs ein offener Zusammenhang des Schlemmschen Plexus mit der vorderen Kammer bestehe, wie es Schwalbe ([253]) annahm, bestreitet Leber ([162]). Nach ihm ist der Plexus ein vollständig geschlossenes Ganzes, in das hinein von seiten des Lückensystems der Spatia anguli iridis Flüssigkeit nur auf dem Wege der Filtration gelangen kann. Während Schwalbe früher den Schlemmschen Kanal für einen Lymphraum hielt, erkennt er jetzt in ihm „ein Divertikel des Venensystems, das bei normaler Zirkulation nicht mit Blut erfüllt ist“, und er glaubt so der Beschreibung Henles ([112]) am nächsten zu kommen, der von Venen, die aus dem Ciliarmuskel stammen und die Sclera durchbohren, Äste zum Plexus venosus ciliaris abgehen läfst. Auch Königstein ([147]), Gutmann ([101]) u. a. treten für die venöse Natur des Plexus ein.

Es sind nur eine geringe Anzahl (beim Menschen 18—20; Leber) von Gefäfschen (Fig. 415 *t*) aus dem Musculus ciliaris, die mit dem Schlemmschen Plexus (Fig. 415 *u*) in Verbindung treten, die übrigen ziehen zur Chorioidea hin. Erstere teilen sich vor dem Eintritt in den Sinus venosus sclerae mehrmals, verbinden sich durch Seitenzweige miteinander und senden zu den vorderen Ciliarvenen (Fig. 415 *c*) bezw. zum episcleralen Netz Äste hin, welche die Sclera durchbohren (Fig. 340 *k* und 342 *b*). Auf diese Weise gibt der Ciliarmuskel also einen Teil seines Blutes an die Ven. cil. ant. ab. Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse beim Hunde und der Katze, bei denen an Meridionalschnitten mitten in der Sclera in der Höhe des Ciliarkörpers eine ganze Anzahl von Querschnitten durch äquatorial verlaufende ungemein weite Venen zu sehen ist. Diese Venen stellen einen reich verzweigten Plexus dar, den H. Virchow ([284]) als venösen Plexus des Scleralrandes bezeichnet, wenigstens wie Leber ([168]) angibt. Es geht aus der Beschreibung Virchows nicht klar hervor, dafs er unter diesem Namen die grofsen Gefäfse in der Sclera selbst meint, denn er verlegt den fraglichen Venenplexus an die Stelle des Schlemmschen Kanales, und der Plexus venosus ciliaris ist wie bei den anderen Tieren deutlich an der Grenze zwischen Sclera und dem bei den Fleischfressern nur schwachen Grenzringe zu sehen. Der aus den grofsen Venen gebildete Ringplexus in der Sclera selbst ist durchaus vom Schlemmschen Kanale des Menschen und der Tiere zu trennen; er schimmert seiner oberflächlichen Lage wegen nach aufsen durch und liegt weiter nach rückwärts als letzterer, wie auch Leber besonders hervorhebt. An zwei

im senkrechten Meridian, also am Auge oben und unten gelegenen „Austrittsstellen" verläfst bei den Karnivoren das Blut den Plexus und zwar mit Hilfe von je drei abführenden Venen, von denen die beiden seitlichen in die entsprechenden Vortexvenen, die mittlere direkt in Gefäfse der Augenhöhle einmünden. Aufserdem steht der weite Plexus mit dem episcleralen Netz in Verbindung.

Die arterielle Blutzufuhr zum Ciliarkörper wird durch die Art. ciliares posteriores longae (Fig. 415*b*) und durch die Art. ciliares anteriores (Fig. 415*c*) besorgt. Nach Bach ([13]) treten die langen hinteren Ciliararterien beim Pferde je 1,5 mm vom hinteren Pole entfernt an den Bulbus heran, verlaufen unter Abgabe kleiner Zweige an die Chorioidea ca. 1 cm weit aufsen an der Sclera in einer Rinne, um dann erst die äufsere Augenhaut zu durchbohren und in der Lamina suprachorioidea zum Ciliarkörper und zur Iris hinzuziehen. Das genauere Verhalten dieser Gefäfse ist folgendes: In der Suprachorioidea gelegen, verlaufen sie, auch als Art. iridis nasalis und temporalis bezeichnet, dem nasalen bezw. temporalen horizontalen Meridian entlang bis zur Höhe des Ciliarmuskels, wo sie sich in je zwei divergierende Äste teilen. Diese dringen in den Muskel ein und verlaufen in der Nähe seines vorderen Endes oder in der Gegend der Irisbasis in äquatorialer Richtung weiter, so dafs ein Gefäfsring entsteht, an dessen Bildung auch die vorderen Ciliararterien (Fig. 415*c*) teilnehmen, die dicht hinter dem Corneoscleralbord die Sclera durchbohren. Dieser Ring ist der Circulus arteriosus iridis maior (Fig. 415*p*). Neben Gefäfsen für die Iris (Fig. 415*q*) entspringen aus dem Gefäfskranze die Arterien für die Ciliarfortsätze (Fig. 415*r*), die, sich stark verzweigend, in weite dünnwandige Kapillaren übergehen. Eine nur geringe Anzahl von Ästchen aus dem Circulus zieht zum Musc. ciliaris hin; dieser wird vielmehr reichlicher versorgt von Zweigen, die direkt von den langen hinteren Ciliararterien (Fig. 415*b*) abgegeben werden, und von Verästelungen der vorderen Ciliararterien, welche beide auch zu den vordersten Abschnitten der Chorioidea Gefäfschen hinsenden, die Art. recurrentes. Im Musculus ciliaris bilden Anastomosen der genannten Gefäfse beim Menschen noch einen zweiten, aber unvollständigen Gefäfsring, den Circulus art. musculi ciliaris (Leber), welcher dem von Virchow beim Hund und der Katze an der Grenze des Ciliarkörpers zur Chorioidea gefundenen vielleicht gleichzustellen ist. H. Virchow ([284]) sah nämlich bei diesen Tieren etwa an genannter Stelle einen Arterienring, der nur auf kurze Strecken unterbrochen ist, und der gebildet wird durch Zweige der beiden langen Ciliararterien (Irisarterien), durch Äste vom Circ. arter. iridis maior von vorn her und durch kurze Ciliararterien, also durch Gefäfse, die aus der Chorioidea von hinten herantreten. Aus diesem Gefäfskranz ziehen Äste nach dem Ciliarkörper und auch nach der Chorioidea hin.

Was die Venen des Ciliarkörpers anlangt, so gehen diese einesteils aus den Kapillaren des Ciliarmuskels, anderenteils aus denen der Ciliarfortsätze hervor. Sie bilden zarte, nach mehrfacher Vereinigung dickere Stämmchen, die in meridionaler Richtung den Orbiculus ciliaris durchziehen (Fig. 415*o'*) und in den Plexus Hovii einmünden. Mit ihnen vereinigen sich auch die Venen der Iris. Ein nur geringer Teil der Venen des Ciliarmuskels (Fig. 415*t*) durchbricht an dessen vorderem

Ende die Sclera und mündet in die vorderen Ciliarvenen ein. Von diesen Stämmchen ziehen, wie oben schon geschildert, Verbindungszweige zum Schlemmschen Plexus (Fig. 415*u*) hin (s. S. 453).

Die Nerven des Ciliarkörpers stammen wie die der Chorioidea von den Nn. ciliares ab; sie senken sich in den Ciliarmuskel ein, um dort ein engmaschiges Geflecht zu bilden, in welches Ganglienzellen mit einem bis zu drei Fortsätzen (C. Krause[150]) eingelagert sind (Plexus gangliosus ciliaris, W. Krause[152]). Von dem Geflecht zweigen sich Fäden ab, die einesteils nach innen, nach den Ciliarfortsätzen und der Iris hinziehen, anderenteils nach aufsen zur Cornea ausstrahlen (s. S. 434). In dem Geflecht der Ciliarfortsätze fand Andogsky ([7]) bi- und multipolare Ganglienzellen, die er für Regulationszentren der Gefäfse ansieht. Im übrigen konnten Agababow und Arnstein ([5]) an albinotischen Katzenaugen feststellen, dafs auf der äufseren Oberfläche des Ciliarkörpers ein feines „Endgitter" von Fäden sich findet, während die Fasern im Innern des Muskels mit zahlreichen „Endbäumchen" aufhören; dies sind sensible Endigungen; daneben sind aber auch frei auslaufende motorische Endfäserchen wahrnehmbar, und aufserdem finden sich Geflechtwerke um die Blutgefäfse.

Der Ciliarkörper der Vögel zeigt dieselben Teile wie der der Säuger; jedoch verhalten diese sich in verschiedener Hinsicht anders und zwar wesentlich abweichend. Vgl. hierzu Fig. 343. Die der Corona ciliaris innen ansitzenden schlanken Ciliarfortsätze (*f*) ragen soweit zur Augenachse hin vor, dafs sie die Linse (*o*) berühren und mit deren Kapsel fest verschmelzen. Welche Veränderungen mit dieser Eigentümlichkeit in bezug auf den Bau der Zonula und der Linse einhergehen, ist bei den betreffenden Kapiteln geschildert. Auch der Ciliarmuskel weicht stark von dem der Mammalier ab; er ist bei den Vögeln wesentlich stärker ausgebildet, baut sich nur aus quergestreiften Elementen auf, die alle mehr oder weniger meridional verlaufen, und besteht aus drei wohl zu trennenden Portionen, dem Cramptonschen, Müllerschen und dem Brückeschen Muskel. Nach Leuckart ([164]) enden bei den Vögeln die zwei vorderen Portionen des Ciliarmuskels an einer im Meridionalschnitt zahnartig nach innen vorspringenden Leiste des Cornealrandes (*b*), nach der von der Iris (*g*) und dem Ciliarkörper her die Balken der Spatia anguli iridis (*k*) hinziehen. Die äufsere Portion, der Cramptonsche Muskel (*p*), füllt die Rinne zwischen der Leiste und der Innenwand der Sclera am vorderen Ende des knöchernen Scleroticalringes (*c*) aus. Diese Fasern verlaufen von aufsen und hinten nach innen und vorn. Innen liegt diesem Muskel die Müllersche Portion (*q*) an, die ebenfalls an der Leiste sich inseriert und, da sie längere Fasern besitzt, weiter rückwärts an dem Orbiculus, nicht, wie Leuckart sagt, an der Chorioidea — ihren Ursprung nimmt. Die dritte Portion, der Brückesche Muskel (*r*), ist nach Analogie des Ciliarmuskels der Säuger gelagert; er liegt weiter rückwärts, spannt sich zwischen Orbiculus und Chorioidea einerseits und Sclera andererseits aus und wird nach seiner Funktion als Tensor chorioideae bezeichnet. Alle drei Portionen liegen mehr oder weniger hintereinander und decken sich gegenseitig mit den jeweiligen Endpartien, wie man sich ohne weiteres am Präparat überzeugen kann. Rumszevicz ([280]) will nasal noch eine vierte Portion gesehen haben.

Auch die Gebilde des Iriswinkels zeigen denen der Säuger gegenüber Abweichungen. Die Spatia anguli iridis (*k*) sind stärker ausgebildet; sie stellen ein in Meridionalschnitten langes gleichschenkliges Dreieck dar. Auch die einzelnen Räume sind bedeutend gröfser, so dafs das Balkenwerk des Iriswinkels in den Hintergrund tritt und das Gebilde mehr einem einheitlichen Ringkanal gleich-

kommt. Von aufsen, vom Grenzring (*i*) her, der ein starkes elastisches Filzwerk darstellt und der oben erwähnten Cornealeiste (*b*) mit dem sehr weiten Circulus venosus ciliaris (Schlemm) (*l*) innen anliegt, ziehen eine grofse Anzahl zarter gestreckt verlaufender Fäden zur Irisbasis und der Grundplatte des Ciliarkörpers hin. Diese Fasern sind elastischer Natur (Kölliker [144], Schwalbe [251], Pflugk [211]); sie verflechten sich nur in dem der Vorderkammer abgewendeten Winkel des Raumes in etwas stärkerem Mafse. Dickere bindegewebige Irisfortsätze wie bei den Säugern existieren nicht; denn auch die vordersten Balken, die zur Irisbasis und zu den basalen Teilen der Irisaufsenfläche hinziehen, sind zart und zu den elastischen Fäden zu rechnen.

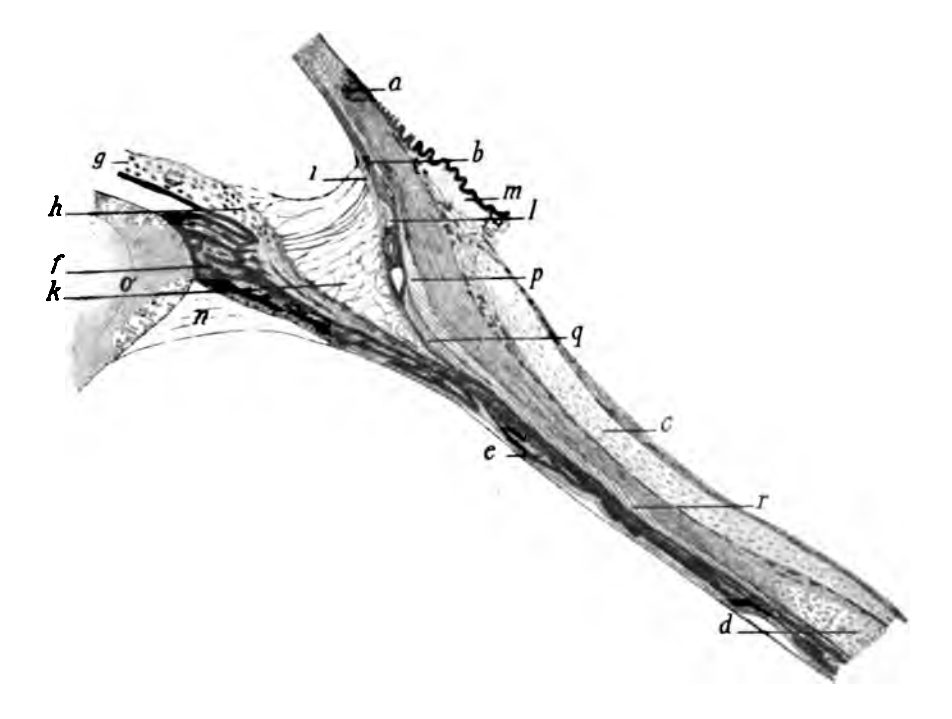


Fig. 343. Iriswinkel und Nachbarschaft des Taubenbulbus. Sublimat, Hämatoxylin, Säurefuchsin-Pikrinsäure. 38fache Vergr.
a Corneoscleralbord. *b* Innere Lamelle (Sporn) der Cornea. *c* Lamelle des knöchernen Scleroticalringes. *d* Corneaseitiges Ende der Knorpelschale der Sclera. *e* Orbiculus ciliaris. *f* Processus ciliares, der Grundplatte der Corona ciliaris innen aufsitzend, mit dem First an die Linse stofsend. *g* Ciliarteil der Iris mit verstreuten quergetroffenen Muskelfasern (Sphincter pupillae). *h* Müllersche Portion des Sphincters in der Gegend des Ansatzes der elastischen Fäden des Fontanaschen Raumes an die Irisbasis. *i* Grenzring, der inneren Cornealamelle ansitzend. *k* Spatia anguli iridis. *l* Circulus venosus ciliaris (Schlemm). *m* Cunjunctiva bulbi. *n* Zonula ciliaris. *o* Linse mit Randwulst. *p*, *q*, *r* Musculus ciliaris. *p* Camptonscher Muskel. *q* Müllerscher Muskel. *r* Brückescher Muskel.

Sie sind zum Teil mit Endothelzellen bekleidet. Die Balken, die vom Corneoscleralbord zur Grenze zwischen Irisbasis und der Grundplatte des Ciliarkörpers hinziehen, sind die stärksten.

Wie oben schon erwähnt wurde, setzen sich der Cramptonsche und Müllersche Muskel an der beschriebenen Leiste der Cornea von aufsen her an. Dieser bindegewebige Strang birgt aber auch den weiten Schlemmschen Circulus, und somit üben die genannten Muskeln auf den Gefäfskranz eine

direkte Wirkung aus, die jedoch in anderer Richtung als bei den Säugern erfolgt, da bei diesen die Sehne des Ciliarmuskels von innen her indirekt zu dem Plexus ciliaris in Beziehungen tritt.

Über die Nerven des Ciliarkörpers beim Vogel siehe bei Geberg ([84]).

3. Die Regenbogenhaut, Iris.

Die Iris (cf. Fig. 327 und 328, *g*) stellt den Endabschnitt der mittleren Augenhaut dar, welcher von der Tunica fibrosa sich trennend zur Augenachse in fast senkrechter Richtung hinstrebt. Sie ragt vorhangartig in einen Lymphraum hinein. welchen sie in 2 Abschnitte zerlegt, in einen gröſseren corneaseitigen, die vordere Augenkammer (Fig. 327 *v*), und in einen kleineren linsenseitigen, die hintere Kammer (Fig. 327, *w*). Im Zentrum dieser Haut findet sich ein bei den einzelnen Tierarten verschieden geformtes Loch, das Sehloch oder die Pupille, durch welches beide Augenkammern kommunizieren. Die Form der Pupille ist bei dem Menschen, dem Hunde und den Hausvögeln kreisrund, bei den Einhufern, Wiederkäuern und dem Schweine queroval und bei der Katze endlich senkrechtoval. Welche Ursache diesen Formverschiedenheiten zugrunde liegt, werden wir später sehen. Die

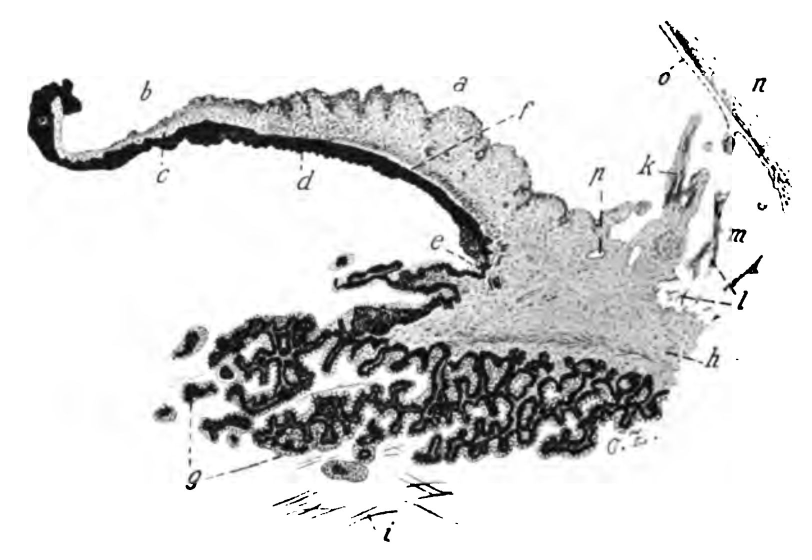


Fig. 344. Radiärschnitt durch die Iris vom Esel. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin. 28fache Vergr.
a Ciliare Zone der Iris (von der Iriswurzel, von der die Irisfortsätze [*k*] abgehen. bis zum Beginn der Sphincters, *c*), die deutlich die vordere Grenzschicht erkennen läſst. *b* Pupillare Zone der Iris. *c* Sphincter pupillae. *d* Irispigment (Pars iridica retinae), das bei *e* in das Epithel der Pars ciliaris retinae übergeht: dieses zweischichtige Epithel ist in der äuſseren Schicht pigmentiert, in der inneren frei von Pigment. *f* Hintere Grenzschicht (Bruch). *g* Ciliarfortsätze. *h* Grundplatte des Ciliarkörpers. *i* Zonulafasern. *k* Irisfortsätze von der Iriswurzel zur Descemetschen Haut (*o*). *l* Balkenwerk der *m* Spatia anguli iridis. *n* Corneagewebe in der Gegend der Scleralgrenze. *o* Descemetsche Haut. *p* Circulus arteriosus iridis maior.

Pupille kann dank der in der Regenbogenhaut befindlichen Muskulatur erweitert und verengert werden. Ad maximum vergröſserte Pupillen sind immer rund. Die peripheren Teile der scheibenförmigen Iris stehen mit der Grundplatte des Ciliarkörpers in direkter Verbindung, stellen gewissermaſsen deren Fortsetzung dar (Fig. 344 *a*—*h*). Anderenteils stöſst die Basis der Iris an das Maschenwerk der Spatia anguli iridis an (Fig. 344 *l*), und von der vorderen Seite derselben strahlen die bekannten, bei den Säugern sich etwas zuspitzenden Irisfortsätze (Fig. 340 *e*, Fig. 344 *k*) zur Corneoscleralgrenze hin. Den basalen, am Ciliarkörper festsitzenden Rand nennt man auch den „ciliaren“ im Gegensatz zu dem freien „pupillaren“ Rande am Sehloch. Die dem Margo pupillaris benachbarten Teile der Irishinterfläche liegen der Linse direkt auf; zwischen beiden bleibt nur ein capillarer Spaltraum, der einen Flüssigkeitsaus-

tausch der beiden Kammern ermöglicht. Die zentralen Teile der Iris liegen der Basis gegenüber etwas mehr nach vorn in der Augenkammer, so dafs die Iris einem Kegelmantel gleicht, dessen Spitze abgeschnitten ist. Die Breite der Iris, d. h. die Entfernung des pupillaren von dem ciliaren Rande ist natürlich je nach dem Kontraktionszustande der Irismuskulatur und in den einzelnen Meridianen nach der Form der Pupille sehr verschieden.

Die corneaseitige Fläche der Iris läfst deutlich 2 Zonen erkennen: eine der Pupille benachbarte mehr glatte schmalere Partie, die pupillare Zone (Fig. 344 *b*) oder den Annulus iridis minor, der den Musc. sphincter pup. (Fig. 344 *c*) zur Grundlage hat, und einen peripher gelegenen, mit stärkeren Wülsten und tieferen Einsenkungen, Krypten, ausgestatteten breiteren Ring, die ciliare Zone (Fig. 344 *a*) oder den Annulus iridis maior. Beide sind getrennt durch eine mehr oder weniger deutliche, gezackte Linie, welcher beim Menschen der Circ. art. iridis minor zugrunde liegt. Die Vorderfläche der Iris ist also uneben. Dasselbe finden wir auch an der Rückfläche, und zwar in noch höherem Grade (cf. Fig. 345). Einzelne Falten oder Leisten finden sich bei jedem Kontraktionszustande, das sind die Strukturfalten; andere werden bei gewissen Kontraktionsverhältnissen stärker, diese nennt man die Kontraktionsfalten. Zu den ersteren müssen wir vor allem diejenigen Falten rechnen, welche an der Irishinterfläche in radiärer Anordnung auftreten und nach Abpinseln des Pigmentes deutlich sichtbar werden. Diese stellen nach Schwalbe ([253]) direkte Fortsetzungen der Ciliarfalten dar, die sich ihrerseits bei den Einhufern (Fig. 344) und Wiederkäuern mehr oder weniger weit auf die Irishinterfläche erstrecken. Ihr Verhalten zur Pupille bezw. zur Form derselben ist bei den einzelnen Tierarten zuerst von Eversbusch ([78]) geschildert worden. Er fand an der linsenseitigen Fläche der Iris eine Streifung in Form von radiär gestellten Leistchen, die bei Tieren mit querovaler Pupille an dem temporalen und nasalen (Fig. 345 *a*), bei der Katze mit senkrecht gestelltem Oval am oberen und unteren Sektor der Iris besonders stark in die Erscheinung treten und Bildungen eigener Art sind. Eversbusch wies nach, dafs an den fraglichen Stellen von den zirkulär angeordneten Fasern des Musc. sphincter pupillae eine grofse Anzahl von Muskelbündelchen abzweigen und in eine radiäre Richtung ausstrahlen. Diese Radiärbündel bewahren noch eine Strecke ihren muskulösen Charakter und gehen dann in rein elastische Züge über. Den ganzen Apparat sieht E. als einen „Hemmungsapparat“ an, der der Pupille die längliche Gestalt gibt, und er bezeichnet ihn aus ersichtlichen Gründen als „accessorische Sphincterinsertion“ bezw. als „Ligamentum triangulare iridis“.

Die Farbe der Iris ist bei den Tierarten und auch bei Einzelindividuen sehr verschieden je nach dem Pigmentgehalt des Irisstroma; bei den Vögeln spricht der Gehalt an Fettropfen des Stroma wesentlich bei der Färbung der Iris mit. Im allgemeinen gilt für die Säuger die Regel, dafs, je mehr Pigmentzellen im Stroma der Iris sich finden, um so dunkler braun der Farbenton ausfallen wird und umgekehrt. Durch mehr oder weniger vollständiges Fehlen des Pigments im Irisstroma wird die Blaufärbung bedingt. Es schimmert in diesem Falle das Pigment der völlig schwarz erscheinenden Pars iridica retinae durch ein trübes Medium, die bindegewebige Eigenschicht der Regenbogenhaut, hindurch. In albinotischen Augen erscheint die Iris weifs, da auch die Epithelzellen der hinteren Irisschichten pigmentarm oder -frei sind. Bei gewissen Tieren ist die Färbung der Iris eine ungleichmäfsige — Heterochromie — sie wird bedingt durch ungleichmäfsige Verteilung des Pigmentes im Stroma. Bei den grofsen Haustieren herrscht ein dunkleres, bei den kleinen Wiederkäuern ein helles Braun vor. Bei Tieren mit weifsem Haarkleid ist die Iris gewöhnlich heller gefärbt und spielt oft ins Graue hinüber. Ellenberger-Baum ([66]) und Martin ([178]) sahen bei der Ziege nicht selten eine blaue Regenbogenhaut, was sich auch beim Schwein feststellen läfst, bei dem aber auch die braune oder graue Färbung vorherrscht. Das letztere gilt ebenso vom Hunde, bei dem Ellenberger und Baum ebenfalls blaue Töne wahrnehmen konnten. Bei der Katze tritt meist ein gelber oder gelblichgrüner Ton in den Vordergrund; dieser wird ebenfalls durch Pigmentzellen in der Iris hervorgerufen, jedoch sind es nach Hasches Untersuchungen ([108]) besondere Zellen, die nicht körniges, sondern diffus eingelagertes Pigment im Protoplasma enthalten. Diesen Zellen verdankt die Katze nach demselben Autor auch das sog. Irisleuchten oder den Irisreflex, ein Lichtreflektionsvermögen der Regenbogenhaut analog dem der Chorioidea bezw. des Tapetums.

Die Dicke der Iris ist je nach dem Kontraktionszustande und auch an den einzelnen Stellen recht verschieden. Im allgemeinen läfst sich wohl feststellen, dafs der Ciliarteil einen gröfseren Durchmesser besitzt als der pupillare; gewöhnlich ist dieser aber an der Basis der Iris geringer als in den mittleren Teilen, was auch Schultheifs ([245]) beim Hunde und Rückert ([229]) beim Schweine fanden.

Am freien Pupillarrande der Iris fällt bei makroskopischer Betrachtung bei gewissen Tieren ein eigentümlicher, meist tief schwarzer Körper auf, der über den

Rand der Pupille vorspringt, höckerig erscheint und auch in der Zwei- oder Dreizahl vorhanden sein kann. Diese Gebilde, die meist in der Mitte des oberen bezw. unteren Randes des Sehloches sitzen und mit der Pigmentschicht der Irishinterfläche in direktem Zusammenhang stehen, nennen wir Traubenkörner, Granula iridis (Fig. 327 *h* und Fig. 349 und 350). Ich fand solche [302] übereinstimmend mit Lange [158] sowohl am oberen wie auch am unteren Pupillarrande beim Pferde, beim Esel, beim Rinde, beim Schafe und bei der Ziege. Am unteren Rande kommen sie bisweilen beim Pferde und Esel nicht so stark zur Ausbildung wie am oberen, so dafs dort bei diesen Tieren nur schwache Andeutungen derartiger Gebilde zu finden sind, während die Granula bei der Ziege am unteren Pupillenrande in der Gröfse nur wenig denen am oberen nachstehen. Die Traubenkörner des Rindes sind fast durchgängig sehr klein. Beim Schweine, dem Hunde, der Katze und den Vögeln finden sich niemals derartige Gebilde.

Was den feineren Bau der Iris anlangt, so besteht sie übereinstimmend bei allen Tieren aus folgenden Schichten: Auf die Aufsenfläche der Regenbogenhaut springt von der Cornea und den Irisfortsätzen im Kammerwinkel aus das Endothel der vorderen Augenkammer über, welches die Iris bis zum Pupillarrande überzieht. Direkt unter dieser Endothelzellschicht liegen eigenartige Zellen zur vorderen (äufseren) Grenzschicht angehäuft, die nach rückwärts ohne scharfe Grenze in das eigentliche Stroma der Iris, in die Eigenschicht derselben, übergehen. Diese Propria besteht aus einem zarten bindegewebigen Stratum und enthält zahlreiche Blutgefäfse eingeschlossen. In der Gegend des Pupillarrandes, und zwar in der gesamten Pupillarzone, ist nahe der Innenfläche der Eigenschicht bei den Säugern ein glatter, konzentrisch verlaufender Muskel eingelagert, dessen Fasern bei ihrer Kontraktion das Sehloch verkleinern. Dies ist der Musculus sphincter pupillae.

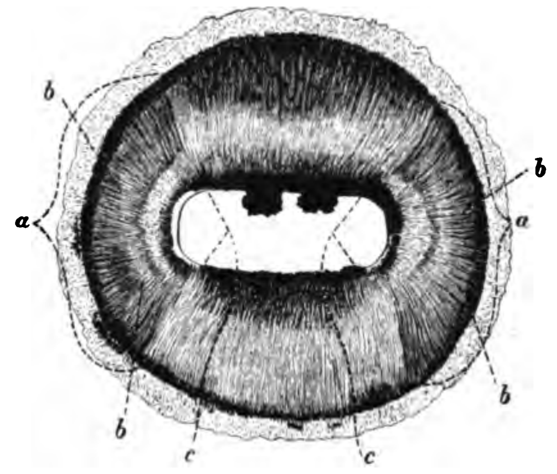


Fig. 345. Innen- oder linsenseitige Fläche der Iris vom Pferde, etwas vergröfsert, nach Eversbusch. Nach Härtung in Müllerscher Flüssigkeit Abpinseln des Pigmentes.
a Accessorische Sphincterinsertion, d. h. stark ausgebildete radiäre Falten an der Rückfläche der Iris in deren temporalem und nasalem Quadranten. *b* Pigmentstreifen in der Tiefe zwischen den Radiärfalten, durch das Abpinseln nicht abgelöst. *c* Punkte, in welchen die Begrenzungslinien der „Hemmungsbänder" zusammentreffen würden.

Die innere Begrenzung der Eigenschicht besorgt eine dicke Pigmentschicht, die Pars iridica retinae, welche, wie der Name besagt, entwicklungsgeschichtlich der Retina zuzurechnen ist und als Pars retinalis der Pars uvealis iridis (Schwalbe [258]) gegenübergestellt wird. Zwischen Eigenschicht und innerem Pigment erscheint eine dünne, pigmentfreie Schicht, die homogen, bei starker Vergröfserung aber leicht streifig erscheint, die sog. Bruchsche Membran, über deren Zusammenhang im Laufe der Jahre ein lebhafter wissenschaftlicher Streit sich entsponnen hat, da sie von vielen Autoren als der Dilatator der Pupille aufgefafst wurde, während ebensoviele andere energisch die muskulöse Natur dieser Schicht in Ab-

rede stellten. In neuerer Zeit ist es nun einwandsfrei nachgewiesen, dafs tatsächlich dieser Schicht die Funktion der Erweiterung der Pupille zukommt, dafs also die von Bruch ([32]) entdeckte Membran den Dilatator pupillae darstellt.

a) Das äufsere Endothel der Iris (Fig. 346 *a*) wird gebildet durch eine kontinuierliche Lage rundlicher oder polygonaler, platter Zellen mit rundem oder ovalem Kern, die — wie oben kurz erwähnt — die direkte Fortsetzung des Endothels der Descemetschen Haut bilden, nachdem sich letztere im Iriswinkel der Vorderkammer von der Cornea auf die Irisfortsätze umgeschlagen haben. Somit ist die Camera anterior vollständig von einem Endothelhäutchen austapeziert. Nur allein in der Tiefe der Krypten, welche sich zahlreich als mehr oder weniger tiefe Einsenkungen an der Aufsenfläche der Iris finden, ist die Haut unterbrochen: dort fehlen die platten Elemente, und die vordere Kammer steht daselbst in direkter Verbindung mit den Lymphspalten des Irisstromas (Koganei [bei alten Menschen] [148], Fuchs [80], Greeff [90]). An Meridionalschnitten ist die Endothelschicht nur unvollständig zu sehen; man gewahrt nur hie und da einen vorspringenden Kern oder eine feine zarte Kontur. Nicht selten enthalten die Zellen Pigment, was auch Ebner ([68]) für den Menschen beschreibt, während Schwalbe ([253]) das Vorkommen eines solchen in den fraglichen Zellen leugnet. An depigmentierten Schnitten ist das Fehlen der Endothelzellen in der Tiefe der Krypten leicht nachzuweisen. Der Umstand der Pigmentation trägt dazu bei, dafs sich die Endothelien nur wenig von der nächstfolgenden Schicht, der vorderen Grenzschicht abheben.

b) Die corneaseitige (vordere, äufsere) Grenzschicht (Fig. 346 *b*) nämlich stellt, in einem feinen Gerüst zarter Fasern gelegen, eine Anhäufung von eigenartigen Zellen dar, deren Zelleib von Pigmentkörnchen vollgepfropft erscheint; es sind das dieselben Zellen, die wir, nur mehr verstreut liegend, auch in dem Irisstroma, in der Eigenschicht der Iris finden, die sog. Stromazellen. Sie liegen an fraglicher Stelle meist in mehreren Reihen hintereinander, machen alle Unebenheiten der Irisaufsenfläche mit, sind aber gegen das Stroma hin nicht scharf abgegrenzt, so dafs eine gesonderte Schicht streng genommen nicht vorhanden ist.

c) Das Irisstroma (Fig. 346 *c*), die Gefäfs- oder Eigenschicht der Regenbogenhaut, ist sehr locker gebaut und besitzt grofse Lymphspalten, welche, wie wir schon sahen, durch die in der Tiefe der Endothelzellen entbehrenden Krypten in direkter Verbindung mit dem Raume der vorderen Kammer stehen, und zahlreiche Blutgefäfse. Das Stroma wird durch ein zartes Bindegewebe dargestellt, dessen Faserbündel sich unregelmäfsig durchflechten, teils mehr radiär verlaufen, nach Michel ([184]) aber ordnungsgemäfs sich durchkreuzen, so dafs, von der Fläche betrachtet, eine Schachbrettzeichnung entsteht. In der Jugend ist das kollagene Gewebe beim Menschen spärlicher vorhanden als im Alter (Gutmann [108]). Besondere Verdichtungen erleidet das Bindegewebe in der Umgebung der Gefäfse und Nerven, so dafs man von perivasculären und perineuralen Bindegewebsscheiden sprechen kann. Neben diesem Bindegewebsnetz findet sich in der Grundmasse der Iris ein zweites Netz, das von den Stromazellen gebildet wird, also ein protoplasmatisches Netz. Dieses entsteht dadurch, dafs die eigenartigen Zellen mit ihren mehr oder

weniger langen Fortsätzen sich miteinander verbinden oder, wenn längere Fortsätze fehlen, mit ihren Zelleibern sich aneinanderlegen und mehr oder weniger innig untereinander verschmelzen. Wie oben angedeutet, besitzen die fraglichen Zellen bei verschiedenen Tieren verschiedene Form, wie auch die entsprechenden Zellen der Lamina suprachorioidea. Während bei den Einhufern, den Wiederkäuern, dem Schweine und auch bei vielen Hunderassen (Spitzhund [Fig. 346], Pinscher usw.) die Zellen mit sehr langen, teils schlankeren, teils dickeren Fortsätzen ausgestattet sind, die oft sich reich verzweigen und um den Kern herum nur geringe Protoplasmamengen zeigen, finden wir bei der Katze und bei gewissen anderen Hunderassen (Dogge) Zellen mit nur kurzen, plumpen Fortsätzen und einem grofsen spindelförmigen oder mehr polygonalen Zelleibe. Durch Verschmelzung der Fortsätze der einzelnen Zellen entsteht also ein Zellnetz. Zwischen den pigmenthaltigen Zellen kommen aber auch solche vor, welche frei von braunen Körnchen sind, deren Zelleib aber starke Granulationen aufweist. Koganei ([148]) vergleicht sie mit den Mastzellen Ehrlichs und den Plasmazellen Waldeyers. Im übrigen sind sich nach Michel ([184]) diese beiden Zellarten sehr ähnlich. Man findet (besonders bei der Katze) alle Übergänge zwischen stark pigmentierten und unpigmentierten Zellen. Michel hat sogar für den Menschen gezeigt, dafs bei den verschieden gefärbten Regenbogenhäuten die Menge der einen Gruppe in ergänzender Beziehung zu der der anderen Gruppe steht. In der blauen Iris des Menschen und der Tiere fehlt das Pigment im Stroma völlig; je dunkler braun eine Iris erscheint, um so mehr Pigment ist in dem Zellnetze suspendiert. Was die Verteilung der Zellen anlangt, so findet sich bei Hund und Katze in der Nähe der inneren Pigmentepithelschicht (Pars iridica retinae) in breiter Zone eine starke Anhäufung der Stromazellen, die stärker ist als die unter dem äufseren Endothelbelag (Fig. 346); bei dunkler Iris kann die Häufung sogar so weit gehen, dafs unter der äufseren Grenzschicht nur ein schmales, helles, pigmentzellarmes Band übrigbleibt, während im übrigen das Irisgewebe von Pigmentzellen vollgepfropft erscheint. Bei den anderen Tieren finden sich derartige flächenhafte Ansammlungen nicht, jedoch treten die Zellen sehr oft zu unregelmäfsigen Haufen zusammen, so dafs auch hier eine gleichmäfsige Verteilung nicht existiert. Nicht selten ist auch eine besondere Anhäufung der fraglichen Zellen um

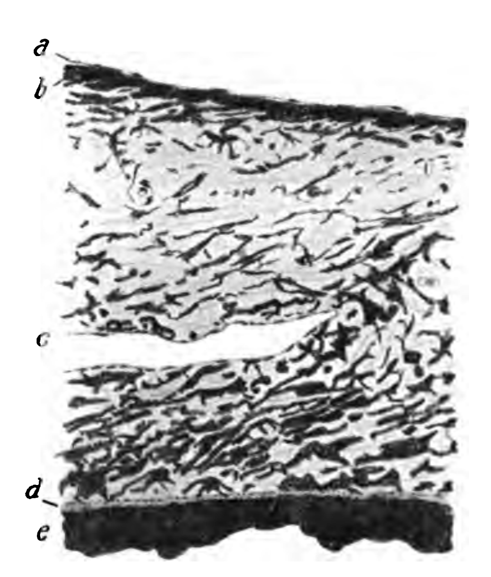


Fig. 346. Radiärschnitt durch die Iris des Spitzhundes. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin. 180fache Vergr. *a* Endothel. *b* Vordere Grenzschicht. *c* Eigenschicht mit einem längsgetroffenen Gefäfs. *d* Hintere Grenzschicht oder Bruchsche Membran (Dilatator). *e* Pigmentschicht *a—c* Pars uvealis iridis. *d* und *e* Pars retinalis iridis.

die Blutgefäfse und Nerven herum zu beobachten, so dafs sie gewissermafsen perivasculäre und perineuritische Pigmentscheiden darstellen. Neben diesen dunkelbraun bis hellgelb erscheinenden Pigmentzellen finden sich bei allen Säugetieren nach Koganei ([148]) noch tief dunkel, fast schwarz pigmentierte Zellen, deren Gröfse die der Leukocyten um das Dreifache übertreffen kann. Er nennt sie Pigmentklumpen. Deren Körnchen unterscheiden sich von denen der Stromazellen: Sie gleichen den Pigmenteinschlüssen der Epithelzellen der Retina und sitzen beim Menschen vor allem in der Umgebung des Sphincters, spärlicher in der Nähe des Ciliarrandes der Iris. Ob beide pigmentierten Zellarten wirklich verschiedene Zellen sind, läfst sich mit Bestimmtheit nicht sagen. Von anderen Zellen finden sich im Irisstroma noch fixe platte Bindegewebszellen (Koganei[148]), Zellplatten (Michel[184]), die mit verästelten Fortsätzen versehen und stets frei von Pigment sind, und lymphoide Gebilde in sehr beschränkter Anzahl.

Was die Verschiedenheiten im Aufbau des Irisstromas bei den einzelnen Tierarten anlangt, so hat Koganei gefunden, dafs beim Hunde eine grofse Menge stark pigmentierter, spinnenförmiger Stromazellen zugegen ist, während bei der Katze, dem Menschen gegenüber. Fasern und Stromazellen in gleichem Verhältnisse vermehrt sind; die stärkste Entwicklung der Bindegewebsfasern aber findet sich beim Schweine, dem Rinde und dem Pferde, bei denen die Iris nicht locker, sondern derb und fest gebaut ist. Die Faserbündel verlaufen in verschiedener Richtung, meist von der Aufsenfläche schräg zur Innenfläche; nur beim Pferde sollen zahlreiche zirkuläre Fasern vorkommen.

Der Gehalt der Iris an elastischen Fasern ist ein sehr geringer. Solche Elemente finden sich nur in der Wand der zahlreichen Blutgefäfse, während das Stroma selbst frei ist. Dies Verhalten entspricht ganz demjenigen der Menscheniris, wie Stutzer ([268]) und Prokopenko ([214]) festgestellt haben. Kiribuchi ([138]) fand dagegen vereinzelte elastische Fäden an der Iriswurzel und im Sphincter des Menschen und Stutzer dicht unter der inneren Oberfläche im Stroma der albinotischen Kaninchen iris.

d) Im Bereiche der Pupillarzone liegt in der Nähe der inneren Oberfläche des Irisstromas der Schliefser der Pupille, der Musculus sphincter pupillae, der bei allen Säugetieren aus glatten Muskelzellen sich aufbaut (Fig. 344 *c*). Der Sphincter ist ein platter Muskel, dessen Fasern, zu kleinen Bündeln angeordnet, in der Hauptsache zirkulär verlaufen und bis dicht an den Pupillarrand herantreten. Der Muskel nimmt bei den meisten Tieren etwa ein Drittel, aber auch bis zur Hälfte der Gesamtbreite die Iris ein. Bei den Wiederkäuern, bei denen der Muskel oft etwas von der hinteren Pigmentschicht der Iris sich entfernt, und bei der Katze sind die Bündel durch reichlicheres Bindegewebe als bei den übrigen Tieren getrennt; der Hund enthält in diesen intermuskulären Septen die meisten pigmentierten Stromazellen. Der Verlauf der Muskelfasern an Tieraugen ist keineswegs durchgängig ein rein zirkulärer. Ebersbusch ([74]) hat — wie oben schon erwähnt — Abweichungen von dieser Regel bei Tieren mit ovaler Pupille gefunden. Die Sphincterfasern verlaufen dort nur an den Langseiten des Sehloches in konzentrischer Anordnung, während an den Enden derselben, also an den Schmalseiten, nur die innersten Randbündel parallel zum Pupillar-

rande verlaufen, die mittleren aber unter gegenseitiger, spitzwinkliger Durchkreuzung radiär ausbiegen und sich vielfach mit den äufseren verflechten (accessorische Sphincterinsertion, s. S. 458).

e) Die innere Oberfläche des Irisstromas ist von einer dicken, schwarzen Pigmentschicht (Fig. 340 *q*, 344 *d*, 346 *e* und 347 *c*) überzogen, über der an der Grenze zwischen beiden, eine pigmentfreie, bei stärkerer Vergröfserung leicht streifig erscheinende, schmale Zone sichtbar ist, welche seit altersher als Bruchsche Membran oder hintere Grenzschicht (Fig. 344 *f*, 346 *d* und 347 *b*) bezeichnet wird, über deren Natur aber die Meinungen der Autoren recht auseinandergehen. Bruch ([82]) entdeckte die Membran und beschrieb sie als eine helle, strukturlose Haut, welche die Fortsetzung der Basalmembran der Chorioidea darstellen sollte, die sich ja auch im Bereiche des Ciliarkörpers nachweisen läfst. Henle ([112]) war der erste, der die muskulöse Natur dieser Membran an Zupfpräparaten erkannte. Er bezeichnet diese Membran, deren spindelförmige Elemente er in radiärer Anordnung fand, als Membrana dilatatrix bezw. Musc. dilatator pupillae. Als Anhänger der Bruchschen Lehre haben sich vor allem Grünhagen ([92–96]), Schwalbe ([258]), Michel ([184]) und Ebersbusch ([74]), und im gewissen Grade Koganei ([148]), Fuchs ([80]) u. a. bekannt, während Merkel ([176] und [179]), Hüttenbrenner ([124]), Faber ([75]) nnd Dostoiewsky ([62]) sich für die Existenz eines muskulösen Dilatators aussprachen. Einen wesentlichen Fortschritt in der Entwicklung dieser Frage bedeutete die Möglichkeit der Depigmentierung von Irisschnitten, welche Juler ([128]) im Jahre 1894 zuerst anwandte und Spindelzellen in Schnitten erkennen liefs. Seit dieser Zeit haben viele Autoren sich der Lehre Henles angeschlossen, so Grunert ([97]), Grynfeldt ([99]), Heerfordt ([109]), Miyake ([192]), Widmark ([293] und [294]), Stock ([261]), Szili ([270]), Herzog ([115]) u. a. Letztere beiden Autoren und Grynfeldt und Heerfordt lieferten den Nachweis, dafs der Dilatator aus den Epithelzellen der Pars iridica retinae sich entwickelt durch deren Umwandlung in den glatten Muskelzellen ähnliche Elemente, die sog. Epithelmuskelzellen. Die Bruchsche Membran gehört also, wie wir gleich näher sehen werden, mit zur Pars iridica retinae.

Die Pars iridica retinae besteht — wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, s. unten — aus zwei Blättern, der äufseren und inneren Lage der sekundären Augenblase, welche beide am Pupillarrande ineinander übergehen. Nun sind aber beide Epithelzellagen an der Iris nicht vollständig pigmentiert, sondern die äufserste Zone der äufseren Schicht ist frei von braunen Körnchen, und dieser Teil der äufseren Schicht ist es, welcher die sog. Bruchsche Membran bildet (Fig. 347 *b*). Die Zellen der äufseren Lage der Pars iridica retinae sind mehr oder weniger deutlich spindelförmige Elemente, wie es früher schon Henle ([112]) und später Retzius ([223]) und viele andere beschrieben haben; ihre oblongen Kerne sind nach der inneren Oberfläche hin verlagert (Fig. 348 *b*), während die zur Iris radiär verlaufenden zugespitzten Fortsätze nach aufsen liegen und eine selbständige Schicht zu bilden scheinen*). Die

*) Diese Schicht allein sieht Levinsohn (Arch. f. Ophthalmologie 62, S. 547, 1906) als selbständigen, mit Kernen versehenen Dilatator an; er soll der äufseren Epithelschicht zusammenhangslos aufliegen. In ähnlicher Weise haben auch Widmark, Grynfeldt und Juler den Dilatator aufgefafst.

kontraktilen Teile sind pigmentlos oder nur schwach braun gefärbt und bilden die radiär gestreifte Membrana dilatatrix. Im pigmenthaltigen inneren Protoplasmateil der Zellen liegt der längliche Kern, der sich nur am depigmentierten Schnitt deutlich erkennen läfst (Fig. 347 *d* und 348 *b*). Der Musc. dilatator pupillae reicht vom Ciliarrande der Iris bis fast zum Pupillarrande hin (Miyake); kurz vorher verschwindet er, und von dieser Stelle ab findet sich ein typisch zweischichtiges Pigmentepithel. Am Ciliarrande läfst sich bei allen Tieren deutlich — entgegen dem Funde Grunerts beim Menschen — der Übergang der Zellelemente der Membrana dilatatrix in die äufsere pigmentierte Schicht der Pars ciliaris retinae nachweisen. Es stellt also diese Zellschicht tatsächlich die äufsere Lamelle der sekundären Augenblase dar. In der Höhe des peripheren Randes des Sphincters bis zu dessen Mitte hin spalten sich vom radiären Dilatator einzelne Fasern ab, die in den Sphincter einstrahlen und dort



Fig. 347. Radiärschnitt durch die linsenseitigen (hinteren) Irisschichten vom Hunde. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin. ca. 550 fache Vergr.
a Irispropria mit Stromazellen. *b* und *c* Pars iridica retinae. *b* äufsere (vordere) Epithellage, die nur in ihren inneren kernhaltigen Partien pigmentiert, sonst radiär gestreift erscheint (Bruchsche Membran). *c* innere (hintere) Epithellage, die total pigmentiert ist. *d* Kern einer Zelle der äufseren Epithelschicht.



Fig. 348. Depigmentierter Radiärschnitt durch die linsenseitigen (hinteren) Irisschichten vom Hunde. Formalin-Alkohol, Depigmentation nach Alfieri, Heidenhains Eisenalaun - Hämatoxylin. ca. 550 fache Vergr.

a Irisstroma. *b* Äufsere Epithellage, *c* innere Epithellage der Pars iridica retinae.

eine zirkuläre Richtung annehmen (Kölliker[144], Miyake[192] u. a.). Von den Haussäugern zeigt dies Verhalten nach Miyake vor allem das Pferd, bei dem schon weiter peripher vom Dilatator sich Muskelbündel ablösen, die ins Stroma der Iris sich einsenken und zum Sphincter hin verlaufen. Mit diesen von der Membrana dilatatrix sich abhebenden Muskelzügen sind solche nicht zu verwechseln, die in Radiärschnitten dadurch vorgetäuscht werden, dafs der Schnitt an der Irishinterfläche sich findende radiäre Muskelleisten (Grynfeldt[99] und Miyake) schräg getroffen hat. Grynfeldt leugnet jede Verbindung des Dilatators mit dem Sphincter. Die meisten Autoren sprechen sich für eine geschlossene Membrana dilatatrix aus, während Dogiel ([56]) bei Tieren keine zusammenhängende Lage sehen konnte. Dieser Dilatator Dogiels liegt jedoch vor der Bruchschen Membran! Wie ohne weiteres aus einem Vergleich von Radiärschnitten durch die Iris der verschiedenen Haustiere hervorgeht, herrschen aber in bezug auf die Form der den Dilatator bildenden Epithelmuskelzellen und in bezug auf die Stärke der Schicht

recht beträchtliche Verschiedenheiten, die noch aufzuklären sind. Stock ([261]) will sowohl bei Hund als auch bei Katze, Rind, Pferd und Löwe einen nur wenig starken Dilatator gefunden haben. Für das Pferd kann ich das bestätigen, bei den anderen Tieren scheinen diese Verhältnisse aber doch wesentlich anders zu liegen, denn die in Fig. 347 und 348 *b* gezeichnete Schicht kann man im Vergleich zu der des Menschen nicht schwach nennen. Dafs die Bruchsche Membran bezw. der Dilatator pupillae nicht eine aus elastischen Fäden sich aufbauende Membran ist, wie verschiedene Autoren behaupten, geht neben den schon aufgeführten Punkten, die ohne weiteres dagegen sprechen, auch aus dem Verhalten derselben den für elastische Fasern usw. spezifischen Farben gegenüber hervor. Tingiert man Schnitte mit Resorcin-Fuchsin (elastische Fasern schwarz) und nachfolgend mit Säurefuchsin-Pikrinsäure (Muskulatur und Epithelzellen gelb, Bindegewebe rot), so erscheint die fragliche Membran keineswegs schwarz oder schwarzblau tingiert, sondern sie nimmt einen schönen, rein gelben Farbenton an, ein Verhalten also, welches der ihr zugeschriebenen physiologischen Funktion entschieden entspricht. Eine elastische Glaslamelle kann also diese schmale, vor dem Pigment liegende Schicht auch aus diesem Grunde nicht sein.

Die Elemente der inneren Pigmentepithelschicht (Fig. 348 *c*) weichen in ihrer Form wesentlich von denen der äufseren Lage ab. Sie sind in der Hauptsache rundlich, polygonal oder zylindrisch geformt, besitzen kugelige Kerne und liegen im allgemeinen in einfacher Lage nebeneinander. Bei der Kontraktion des Dilatators werden die Zellen nach Heerfordt ([109]) höher und schieben sich zu zirkulär verlaufenden, aus 3—4 Zellreihen bestehenden Wällen zusammen, wie es ähnlich Fuchs ([80]) schon beobachtete. Das Pigment dieser Epithelzellen besteht aus dicht gedrängt liegenden, gelben, kleineren und gröfseren rundlichen Körnchen, die zum grofsen Teil aber gröber als die der pigmentierten Stromazellen sind (vergl. Fig. 347). Zellgrenzen und -kern verschwinden bei der dichten Pigmenteinlagerung, so dafs die linsenseitigen Epithelschichten der Iris, so weit sie pigmentiert sind, in Schnitten als ein dichtes, mehr oder weniger gleichmäfsig schwarzes Band erscheinen (Fig. 344 *d* und 346 *e*). Anhangsweise sei noch erwähnt, dafs nach Hasche ([108]) die Zahl der Pigmentzellen bei der Katze mit dem Alter zunimmt. In den linsenseitigen Partien des Irisstromas liegen bei diesem Tiere Zellen mit körnigem Pigment, in den corneaseitigen dagegen eigenartige gelbe Zellen, die diffus gefärbt sind und eine fibrilläre Struktur aufweisen. Diese Zellen verleihen der Katzeniris den eigenartigen Goldglanz und sind nach Koganei ([148]) den Tapetalzellen homolog. In neuester Zeit hat Münch ([203] und [204]) die Pigmentzellen des Irisstromas für Muskelelemente erklärt und ihnen eine aktive Beteiligung an der Erweiterung der Pupille zugeschrieben. Nach ihm steht das kontraktile Stromazellnetz in ausgiebiger Verbindung mit dem Muskelepithelblatt der Iris, also mit dem Dilatator, wie man sich leicht an Präparaten auch bei Tieren überzeugen kann. Er geht sogar so weit, den Hauptanteil der Erweiterung der Pupille dem Stromazellnetz zuzuschreiben, während dem oben beschriebenen Dilatator nur das Raffen und Falten der Pigmentschicht der Iris zukommt.

Die oben geschilderten, am oberen bezw. auch am unteren Rande

der querovalen Pupille vorragenden, schwarzen, warzigen Traubenkörner, Granula iridis, sind nicht bindegewebige (Lange [158]), sondern epitheliale Bildungen (Zietzschmann [302]). Schon Straub ([265]) beschreibt sie als marginale Pigmentwucherungen der Iris. An ihrer Basis hängen sie direkt mit dem hinteren Irispigment, mit der Pars iridica retinae, zusammen. Man begegnet bei den Tieren zwei Typen im Aufbau. Die Granula iridis der Einhufer (Fig. 349) und des Rindes sind mehr solid; sie werden bei den Einhufern durch unregelmäfsig gelagerte Epithelzellen aufgebaut, die eine grofse Anzahl von kleinen und kleinsten Hohlräumen umschliefsen. Die Traubenkörner des Rindes sind



Fig. 349. Meridionalschnitt durch die Pupillarzone der Iris mit dem Traubenkorn vom Pferde. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin.
a Pupillarrand der Iris mit Sphincter pupillae. *b* Pigmentschicht der Iris (Pars iridica retinae). *c* Weite Kapillaren in den Hohlräumen zwischen den Pigmentepithelien des Granulum iridis.

Fig. 350. Meridionalschnitt durch die Pupillarzone der Iris mit dem Traubenkorn von der Ziege. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Säurefuchsin-Pikrinsäure.
a Pupillarrand der Iris. *b* Sphincter pupillae. *c* Pigmentschicht der Iris (Pars iridica retinae). *d* Kapillaren in den basal teilweise mit Bindegewebe erfüllten alveolären Räumen des Granulum iridis. *e* Periphere, nur mit Flüssigkeit erfüllte Alveole.

meist nur klein und werden in der Hauptsache dadurch gebildet, dafs der äufserste Pupillarrand der Iris nach vorn zu sich umkrempt, die Pigmentschicht um diesen, im Schnitt knopfförmigen Teil, bogenartig herumzieht und mit meist verbreiterter Basis bis an die Vorderfläche der Iris reicht. (Ectropium uvae [?] congenitum.) Bei Schaf und Ziege (Fig. 350) dagegen sind die fraglichen Körper grofsblasige Gebilde, deren Hohlräume von dünnen

Pigmentepithelwänden umschlossen werden. Die Hohlräume sind mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt, wie schon Bayer ([21]) angibt, zum Teil aber findet sich in ihnen ein zartes, vom Irisstroma stammendes Bindegewebe, welches vor allem beim Pferde sehr reich an weiten, dünnwandigen Blutgefäfsen ist, die sicher mit der Sekretion der in den Hohlräumen enthaltenen Flüssigkeit, also auch des Kammerwassers, im Zusammenhang stehen, analog den Verhältnissen der Blutgefäfse an den Ciliarfortsätzen. Nebenbei laufen aber auch an den pigmentierten Epithelzellen selbst Sekretionsprozesse ab, die in Auflösung des Pigmentes, des Protoplasmas und des Kernes bestehen und ähnlich oben an den pigmentfreien Epithelzellen der Pars ciliaris retinae schon geschildert wurden (s. S. 446). Leuckart ([164]) beschreibt die Traubenkörner, die er Flocculi nennt, auch bei anderen Säugern. Er vergleicht diese Bildungen mit dem bei Rochen vorkommenden Pupillardeckel, Operculum pupillare, der aber eine Fortsetzung der gesamten Irisschichten darstellt insofern, als die Rückseite tief schwarz erscheint, während die Aufsenfläche das Aussehen und die Pigmentierung der übrigen Iris hat. In der äufseren Schicht finden sich starke Längsmuskelzüge, die als Retraktoren des Vorhanges fungieren. Die Entfaltung des Vorhanges besorgen nach Leuckart weite Blutgefäfse, die ins Innere des Vorhanges und seiner Fortsätze eintreten. Eine gewisse Übereinstimmung ist also im Aufbau dieser beiden Bildungen entschieden vorhanden.

An der Basis der Iris liegt bei allen Tieren ein arterieller Gefäfskranz (Fig. 344 u. 415 *p*), der seine Blutzufuhr aus den langen hinteren Ciliargefäfsen erhält (Fig. 415 *b*), nach Leber ([163]) aber beim Kaninchen nicht mit den vorderen Ciliararterien in Verbindung steht und überdies einen nur unvollständigen Ring darstellt, da die Hauptzweige der beiden langen hinteren Ciliararterien nicht miteinander anastomosieren. Von dem als Circulus arteriosus iridis maior (Fig. 415 *p*) bezeichneten Arterienring strahlen, radiär angeordnet, in gewissen Abständen Äste aus, die die Iris durchziehen (Fig. 415 *q*), sich baumförmig verzweigen und ein relativ lockeres Kapillarnetz bilden, das nur dann in der Gegend der hinteren Oberfläche etwas dichter ist, wenn sich die Ciliarfortsätze auf dieselbe noch erstrecken. In der Höhe der Grenze zwischen Pupillar- und Ciliarzone der Iris verbinden sich einige radiäre Gefäfse nochmals zu einem Ringsystem, zum Circulus arteriosus minor, der wohl aber bei Tieren nicht bestimmt nachgewiesen ist. Ein dichteres Kapillarnetz in der Gegend des Sphincters existiert bei Tieren nicht, jedoch kommen am Pupillarrande eigenartige Gefäfsschlingen vor, welche direkte Übergänge kleinster Arterien in Venen darstellen. Diese Venen setzen sich mit solchen aus dem lockeren Kapillarnetze entstehenden in Verbindung, verlaufen anastomosierend in radiärer Richtung zur Irisbasis, wo sie sich mit denen des Ciliarkörpers vereinigen, und münden dann in den Plexus venosus Hovii bezw. in die Vv. vorticosae ein. Vom Pupillarrande aus ziehen auch Gefäfse in das Traubenkorn hinein (Fig. 415 *q'*).

Die Nerven der Iris stammen aus dem Plexus gangliosus, welchen die Nervi ciliares im Ciliarmuskel bilden. Von diesem aus ziehen markhaltige Fäden ins Innere der Iris und bilden dort 1 oder 2 konzentrische Ringgeflechte. Nach Pause ([208]) treten bei Rind,

Schaf und Ziege in der horizontalen, also dem temporalen und nasalen Pupillarwinkel entsprechend, je 1 oder 2 Stämme markhaltiger Nerven am Ciliarrande der Iris ein. Diese spalten sich mehrfach, umgeben den Circulus arteriosus iridis major geflechtartig und erhalten vom Ciliarrande her einzelne radiär verlaufende Verstärkungszweige aus dem Plexus ciliaris, die aber auch direkt zum Sphincter hinziehen können, um sich in diesen zu versenken. Beim Schafe tritt regelmäfsig im oberen und unteren Meridian noch je ein Stämmchen zum ringförmigen Plexus, der seinerseits radiäre Äste abgibt, die zum Sphincter hinziehen und in der Nähe seines peripheren Randes einen zweiten Ringplexus bilden. Aus diesem Geflecht entspringen Fasern für den Schliefsmuskel. Im oberen und unteren Quadranten verschmelzen jedoch beide Ringgeflechte miteinander. Beim Schweine bilden die Ciliarnerven im Ciliarkörper einen Nervenring, von dem einerseits nach dem Ciliarmuskel hin Zweige abgehen, andererseits Äste in die Iris ausstrahlen. Diese Zweige ziehen entweder radiär zum Sphincter hin, oder sie beschreiben pupillenwärts gerichtete Bögen, von deren Scheitel abermals bogenartig verlaufende Äste abgehen, die ebenfalls den Schliefsmuskel versorgen. Nach A. Meyer (181) findet sich vorn, unter dem Endothel, ein stärkeres Geflecht, während die Hinterfläche nur spärlich mit Nerven versorgt sein soll. Retzius (228) dagegen will enge Beziehungen der Dilatatorelemente zu zahlreichen benachbarten Nerven gefunden haben. Ganglienzellen kommen nach Andogsky (7) im Verlaufe der Nerven in der gesamten Iris beim albinotischen Kaninchen nicht vor, während Agababow (8) u. a. solche gesehen haben.

Die Iris der Vögel unterscheidet sich ganz beträchtlich dadurch von der der Säugetiere, dafs das bindegewebige und das Stromanetz wegen der überaus starken Ausbildung der Muskulatur ganz wesentlich in den Hintergrund tritt. Meist ist die Pigmentation der Vogeliris eine nur geringe. Die gelbe Färbung wird dann durch Fettzellen von auffallender Gröfse hervorgerufen (Leuckart 164). Den Hauptanteil am Aufbau der Iris hat die Muskulatur, die nach Canfield (40) in einen starken Sphincter und einen schwachen Dilatator zerfällt. Beide Muskeln sind quergestreifter Natur. Vor allem ist der Schliefsmuskel viel stärker ausgebildet als bei den Säugetieren, der vom Pupillarrande der Iris bis zur Basis derselben (Fig. 343 *g*) sich ausbreitet. Seine Fasern verlaufen meist einzeln, nicht bündelweise, wie es schon Koganei (148) und Canfield beschreiben; sie sind in der Hauptsache zirkulär angeordnet. Von der Hauptmasse dieses Muskels setzt sich aber ein besonderes Bündel (Fig. 343 *h*) ziemlich deutlich ab, das H. Müller (195) mit gewissen undulierenden Bewegungen der basalen Randzone der Iris und vor allem mit der Akkommodation in Zusammenhang bringt, und das er — nach Pflugk (211) unrichtigerweise — als einen Compressor lentis auffafst. Diese Müllersche Portion des Iriskreismuskels liegt also an der Basis der Iris, und zwar an deren corneaseitigen (äufseren) Rande in der Region, in der die Balken der Spatia anguli iridis an die Irisaufsenfläche sich ansetzen. Diese Partie der Iris wölbt sich buckelartig in die Vorderkammer vor (Canfield). Neben diesen kreisförmig in der Iris verlaufenden Muskelfasern gibt es aber auch radiär angeordnete, die nach den meisten Autoren der Dilatation der Pupille dienen. Diese Fasern treten der Zahl nach sehr in den Hintergrund, denn man sieht bei der Taube in Flächenpräparaten und in Radiärschnitten nur selten derartige Zellen (Heine 101, Pflugk u. a.); Michel (184) und Canfield (40) vermifsten sie sogar vollständig. Bei anderen Vögeln dagegen sind diese

zahlreicher (H. Müller [196]). Diese Fasern werden von einer grofsen Anzahl von Autoren als der alleinige Dilatator der Pupille angesehen. Betrachtet man sich aber das lebhafte und ausgiebige Spiel der Pupille eines Vogels und vergleicht dasselbe mit den so schwach ausgebildeten Radiärfasern der Iris, so mufs man ohne weiteres auf den Gedanken kommen, dafs diese relativ sehr spärlichen Fasern nicht die grofse Wirkung ausüben können. Überdies hat Melkich ([175]) nachgewiesen, dafs Zirkulär- und Radiärfasern von einem und demselben Nerven versorgt werden, demnach müssen wir die quergestreifte Muskulatur der Iris als einheitlich wirkenden Apparat auffassen. Einen Fingerzeig zur Auffindung eines Dilatators geben uns die Säuger, bei denen ein solcher Muskel aus den Zellen des äufseren Blattes der Pars iridica retinae gebildet wird. Die Vögel — ich schliefse mich hierin ganz der Meinung Pflugks ([211]) an — besitzen ganz ähnlich wie die Säuger zwischen Stroma und Irispigment die sog. Bruchsche hintere Grenzschicht, die aber mehr Pigment enthält als bei den Säugern und deshalb weniger deutlich hervortritt. Diese Schicht stellt wie bei den Säugern einen Teil der äufseren Epithellamelle der Pars iridica retinae dar, die ihrerseits als der eigentliche Dilatator angesehen werden mufs. Flachschnitte zeigen deutlich den Aufbau des äufseren Epithelblattes aus radiär angeordneten, spindelförmigen Zellen, die übrigens Grünhagen ([94]) schon als morphologisch vollständig mit den im Säugerauge vorkommenden Zellen übereinstimmend beschreibt, jedoch in anderem Sinne erklärt. Im übrigen finden sich in der Vogeliris entgegen den Verhältnissen bei den Säugern auch elastische Fäden, die, wie Melkich und Pflugk nachweisen konnten, von dem die Aufsenfläche der Irisbasis bedeckenden elastischen Filzwerk bis zum Pupillarrande der Iris hinein sich erstrecken. Die Nerven der Vogeliris hat Geberg ([84]) genauer untersucht.

C. Die innere nervöse Haut und der Sehnerv.

I. Die Netzhaut, Retina.

Die Retina (Fig. 327 und 328 *p*) ist eine im Leben durchsichtige, post mortem aber bald sich trübende, zarte Haut, die die mittlere Augenhaut an ihrer gesamten inneren Oberfläche überzieht und von der Eintrittsstelle des Sehnerven bis zum Pupillarrande der Iris reicht. Die Retina zerfällt ganz allgemein in 2 Blätter, die entwicklungsgeschichtlich deutlich voneinander zu trennen und an den einzelnen Abschnitten der mittleren Augenhaut recht verschiedengradig ausgebildet sind. Aufsenblatt und Innenblatt gehen am Pupillarrande der Iris ineinander über. Im Bereich der Papilla optica fehlt das Aufsenblatt, und es treten Nervenfasern von dem Innenblatt nach aufsen in den Sehnerven hinein. Wie entwicklungsgeschichtlich aus dem einschichtigen hohlen Sehbläschen (primitive Augenblase) der doppelwandige Becher (sekundäre Augenblase) sich bildet, ist kurz am Schlusse der Abhandlung klargelegt. Wie die mittlere Augenhaut, so zerfällt auch die innere in 3 Abschnitte, in einen den gesamten Augenhintergrund auskleidenden Teil, der bis über den Äquator hinausreicht, die eigentliche Sehhaut, die Pars optica der Retina, in den mittleren am Ciliarkörper liegenden Teil, die Pars ciliaris der Retina, und in den Endabschnitt an der Iris, die Pars iridica der Retina. Die zwei zuletzt genannten Abschnitte sind bei dem Ciliarkörper bezw. der Iris besprochen, worauf ich hierdurch verweise (s. S. 446 und 463).

Der Dickendurchmesser der Retina nimmt von der Papilla optica aus nach der Peripherie hin ganz allmählich ab, bis dort ein mehr oder weniger plötzliches Abschwellen auf eine zweischichtige Epithellage erfolgt. Das Innenblatt der Pars optica der Netzhaut ist dem Aufsenblatt nur locker angelegt, so dafs es sich von diesem leicht abheben läfst. Nur an der Eintrittsstelle des Sehnerven und am vorderen Rande des Sehteiles der Retina ist es dem Aufsenblatte fest angeheftet. Die Retina eines längere Zeit vor dem Tode belichteten Auges ist farblos, die des unbelichteten jedoch durch den Sehpurpur (s. unten) sanft rot gefärbt, der durch die Einwirkung der Lichtstrahlen sich zersetzt und seine Färbung verliert. Die Grenzlinie zwischen der Pars optica und der sich anschliefsenden Pars ciliaris retinae stellt in einem von hinten her eröffneten Bulbus beim Menschen eine gezackte Kreislinie dar; man bezeichnet diese Übergangslinie deshalb als Ora serrata (Fig. 327 *o* und 328 *o*).

Bei allen unseren Haustieren ist die Zahnung in der Grenzlinie nicht ausgesprochen, jedoch findet sich auch eine regelrechte Kreisform nicht; sie stellt vielmehr eine mehr oder weniger unregelmäfsig verlaufende äquatoriale Grenzlinie dar, während Schoen ([244]) und Zürn ([304]) sie bei den Tieren als ganz gerade bezeichnen.

Die Retina setzt sich von aufsen nach innen aus folgenden Schichten zusammen:

1. Pigmentschicht.
2. Stäbchen- und Zapfenschicht.
3. Äufsere Grenzmembran.
4. Äufsere Körnerschicht.
5. Äufsere Henlesche Faserschicht.
6. Äufsere plexiforme (reticulierte) Schicht.
7. Innere Körnerschicht (Ganglion retinae).
8. Innere plexiforme (reticulierte) Schicht.
9. Ganglienzellschicht (Ganglion nervi optici).
10. Nervenfaserschicht.
11. Innere Grenzmembran.

(Randklammern: 2.–6. 1. Neuron; 6.–8. 2. Neuron; 8.–10. 3. Neuron)

Als besonders aufgebaute Bezirke der Retina sind die Area centralis, die Ora serrata und die Papilla optica zu besprechen, deren letztere nur Nervenfasern, also keinerlei gangliöse Zellelemente enthält, deren erstere aber dadurch ausgezeichnet ist, dafs gewisse nervöse Elemente besonders stark ausgeprägt sind (s. unten), während an der Ora der vielschichtige Sehteil in den einschichtigen Ciliarteil der inneren Retinalamelle übergeht.

1. Das Aufsenblatt der Retina.

Das Aufsenblatt der Retina wird durch das einschichtige Stratum pigmenti dargestellt, das sich aus einer einfachen Lage bei den Säugern ziemlich platter Epithelzellen aufbaut (Fig. 352 *a*), die von der Fläche gesehen (Fig. 351) ziemlich regelmäfsig sechseckig oder polygonal geformt und reich pigmentiert sind. Das Pigment, Fuscin (Kühne), besteht aus braungelben, feinsten und gröberen, kristalloiden Stäbchen (Fig. 351) mit mehr oder weniger zugespitzten Enden oder aus Kugeln. Nach Angelucci ([8]) findet sich das Pigment bei niederen Tieren nur in der inneren Zone (Pigmentbasis) der Epithelzellen (Fig. 353 *b*), während die äufseren Teile (Protoplasmakuppe; Fig. 353 *a*) pigmentfrei sind. Bei Säugetieren sind die beiden Zonen nicht so deutlich getrennt; es enthält der gesamte Zelleib das Pigment fast gleichmäfsig dicht eingestreut; nur ein schmaler Streifen von Protoplasma bleibt aufsen frei von Pigmentkörperchen (Fig. 352). Angelucci fand neben den Pigmentkörnchen im Protoplasma der Zellen des Rindes eigenartige, braune Körner, auf die schon H. Müller ([198]) aufmerksam macht, über deren Natur er aber im unklaren ist: er kann sie weder zu den Öltropfen noch zu den Aleuronkörnern rechnen, die er beide beim Frosche fand. Der kugelige oder etwas plattrunde Kern der Zelle enthält niemals Pigment und liegt in der pigmentfreien Protoplasmakuppe oder wenigstens an deren Grenze zum pigmentierten Teil der Zelle (Fig. 353 und 352 *a*). Von der inneren Oberfläche des Zelleibes aus senken sich zwischen die Stäbchen und Zapfen zarte Fortsätze ein, die Hannover ([106]) entdeckte, und in die bei Belichtung Pigmentkörnchen

einwandern (Angelucci). Bei Säugetieren sind diese Fortsätze nur gering ausgebildet. Die einzelnen Zellen sind von aufsen her in Form einer hutförmigen Kappe (Angelucci) von einer Kittmasse (Schwalbe [252]) umgeben, die diese Zellen aufsen voneinander trennt und sie an die innere Grenzlamelle der Chorioidea (Bruchsche Membran) anheftet. Diese Kittmasse bildet in Flächenpräparaten die deutlichen, hellen Grenzlinien zwischen den einzelnen Zellen (vergl. Fig. 351). Angelucci fafst diese Membran als cuticulare Bildung der Pigmentzellen auf. Bringt man künstlich die Pigmentzellen von der Unterlage weg, so bleibt ein bienenwabenartig aussehendes Leistensystem auf der inneren Oberfläche der Glaslamelle zurück, welches durch die oben erwähnten, zu einer „Lamina reticularis retinae" (Angelucci) verschmolzenen Zellkappen gebildet wird. Die Gröfse der Zellen schwankt innerhalb gewisser Grenzen. Beim Hunde zeigen die Polygone meist einen

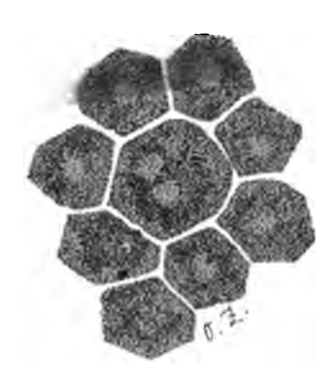


Fig. 351. Pigmentepithelien der Retina aus dem Augengrunde des Hundes; von der Fläche gesehen. Frisches Präparat in Glyzerin. 320fache Vergröfserung. In der Mitte liegt eine grofse Zelle mit 2 Kernen; Pigment in Form von kristallinischen Stäbchen eingelagert und der Kern in den meisten Zellen als hellere Stelle sichtbar.

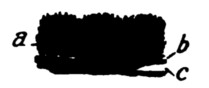


Fig. 352. Pigmentepithelzellen der Retina von der Ziege; im senkrechten Schnitt nahe der Ora serrata. ca. 550fache Vergr. *a* Pigmentepithelzelle, die aufsen ziemlich pigmentfrei ist und den Kern zu einem Teile erkennen läfst; nach innen zu sitzen dem Zellleib kurze Fortsätze mit Pigmentnadeln an. *b* Bruchsche Membran. *c* Choriocapillaris.

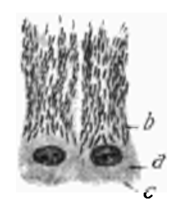


Fig. 353. Senkrechter Schnitt durch Pigmentepithelzellen der Retina vom Uhu. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. ca. 550fache Vergr. *a* Pigmentfreie Kuppe mit dem Kern. *b* Pigmenthaltiger Innenteil der Zelle mit langen Fortsätzen, die zwischen die Stäbchen hineinragen und lange spitze Pigmentnadeln enthalten. *c* Cuticulardeckel.

kleineren Durchmesser von 24 und einen gröfseren von 31 μ (frisches Glyzerinpräparat). Es kommen jedoch Abweichungen nach beiden Richtungen vor. Genau wie beim Menschen sieht man auch beim Hunde Zellen, die gröfser sind als die Hauptmasse und doppelten Kern einschliefsen (Fig. 351). Beim Kaninchen konnte Angelucci [8] diese Zellen in sehr grofser Menge nachweisen; beide Zellarten kommen bei diesem Tiere fast gleich zahlreich vor. Schliefslich wäre noch der Zellen zu gedenken, die im Bereiche des Tapetums der Chorioidea liegen. Diesen Epithelzellen fehlt das Pigment (Fig. 335 *a*). Der fragliche Bezirk ist gegen die Umgebung nicht scharf abgegrenzt. Gegen den Rand des Tapetums hin ist vielmehr ein ganz allmählicher Übergang der unpigmentierten in die stark pigmenthaltigen Zellen wahrzunehmen. Bei albinotischen Tieren findet sich in der Gesamtheit der Epithelzellen der Retina nur wenig Pigment.

Die Pigmentepithelien der Retina des Vogels sind höher als die der Säuger und senden sehr lange, reichlich mit Pigment beladene Fortsätze (Fig. 353 *b*) zwischen die Stäbchen und Zapfen ein. Das Pigment besteht aus langen spitzen Nadeln; es läfst wiederum eine äufsere, aber ziemlich breite Zone des Protoplasmas frei, die Protoplasmakuppe (Fig. 353 *a*), die von einem nur schalenartig geformten flachen Cuticulardeckel (Fig. 353 *c*) überzogen wird (Angelucci [8]). Diesen Zellen fehlen bei den Vögeln also die interzellulär sich einschiebenden, scheidewandartigen Leisten der Cuticula.

2. Das Innenblatt der Retina.

Das vielschichtige Innenblatt der Retina enthält die nervösen und lichtempfindlichen Elemente und aufserdem Stützzellen, die den Gliazellen des Gehirnes mehr oder weniger nahe stehen.

I. Die nervösen Elemente der Retina.

a) Stäbchen- und Zapfenschicht.

Die Stäbchen- und Zapfenschicht (Fig. 358 *b*) wird dargestellt durch parallel in einfacher Reihe nebeneinanderstehende stäbchen- und zapfenartige Gebilde, die nur den äufsersten Teil von den Stäbchen- und Zapfenzellen bilden. Jede dieser Sehzellen besteht aus dem Aufsengliede, dem Innengliede, der Zellfaser mit dem Korn in der äufseren Körnerschicht und dem Endknöpfchen oder -büschel in der äufseren plexiformen Schicht. Aufsen- und Innenglied stellen zusammen das Stäbchen bezw. den Zapfen dar. An der Grenze zwischen beiden Teilen kommt ein eigentümlicher, linsenförmiger Körper („Fadenapparat", M. Schultze) vor, der aus zahlreichen, feinen, glänzenden Fasern besteht und besonders an den Zapfen sehr deutlich ausgeprägt ist (Ellipsoid) und dort gewöhnlich die äufseren zwei Drittel des Innengliedes ausmacht. Der Rest des Zapfeninnengliedes ist nach Engelmanns Untersuchungen ([71]) kontraktil, d. h. er verkürzt sich unter Einwirkung von Licht und verlängert sich im Dunkeln; er wird Zapfenmyoid genannt.

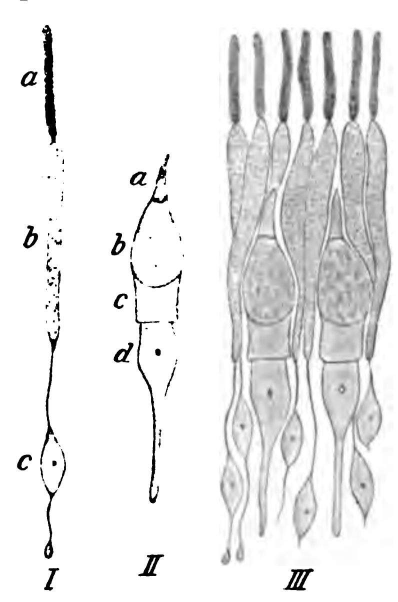


Fig. 354. Stäbchen und Zapfen vom Schweine nach Greeff. Härtung in Osmiumsäure. Zupfpräparat
I Isoliertes Stäbchen: *a* Aufsenglied. *b* Innenglied. *c* Stäbchenkorn mit Endknöpfchen. *II* Isolierter Zapfen: *a* Aufsenglied. *b* u. *c* Innenglied. *b* Zapfenellipsoid. *c* Zapfenmyoid. *d* Zapfenkorn. *III* Gruppe von Stäbchen und Zapfen. Das Stäbchenaufsenglied ist nur halb so lang als das Innenglied; letzteres pafst sich in seiner Form den Zapfen und Nachbarstäbchen an.

1) Die Stäbchen, Bacilli, sind schlank, zylindrisch, äufserst fein und nach Zürns Messungen ([804]) 0,5—0,75 μ (Wiederkäuer und Hund) bezw. 0,75—1,0 μ (Pferd und Katze) dick und im Augenhintergrunde 24—37 μ lang (Rind und Katze 24—25 μ, Pferd 27—28 μ, Hund 27,75 μ, Schwein 30—33 μ und kleine Wiederkäuer 33—37 μ).

Das schmale Aufsenglied (Fig. 354 *I a*), der ausschliefsliche Sitz des Sehpurpurs (Kühne), besteht aus Hülle und blätterigem Inhalte und ist stärker lichtbrechend als das Innenglied, die beide im fixierten Präparate nicht immer scharf zu scheiden sind (vergl. Fig. 355 *I—IV*). Das meist etwas breitere Innenglied (Fig. 354 *Ib*) ist ebenfalls zylindrisch, weicht aber von der regelmäfsigen Form oft dadurch ab, dafs es verschiedentliche Verdickungen zeigt (Fig. 354 *III*); es erscheint leicht granuliert. Der an der Grenze zum Aufsengliede liegende linsenförmige Körper (Stäbchenellipsoid) ist bei den Säugern nur schwach ausgebildet, soll auch ganz fehlen. Das Innenglied sitzt der Membrana limitans externa (Fig. 358 *c*) aufsen auf und setzt sich in die Stäbchenfaser fort, die, nachdem sie die Basalmembran durchbohrt hat, in verschiedener Höhe der äufseren Körnerschicht den Kern der Zelle, das Stäbchenkorn (Fig. 354 *Ic*), trägt und schliefslich bis zur äufseren plexiformen Schicht hinzieht (s. unten).

Auch die Stäbchen des Vogels bestehen aus Aufsen- und Innenglied, die zusammen beim Huhne die Länge von 33 μ erreichen (W. Krause [153]). Der linsenförmige Körper (Ellipsoid) des Innengliedes ist sehr wohl ausgeprägt, und ihm schliefst sich vitreal bei gröfseren Vögeln nach W. Krause ein stark lichtbrechender, kegelförmiger Körper an, das Hyperboloid.

2) Die Zapfen, Coni, sind in der Regel kürzer und breiter als die Stäbchen, etwa flaschenförmig, und reichen meist nicht, wie jene, bis zum Retinalpigment. Nach Zürns Messungen ([804]) besitzt das Schwein die kürzesten und dicksten Zapfen mit einer Länge von 14—15 μ

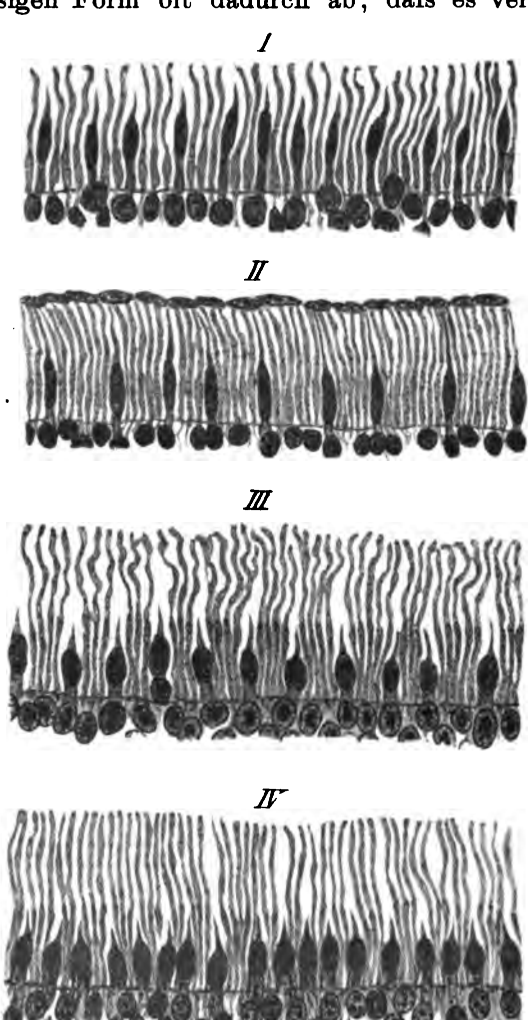


Fig. 355. Stäbchen-Zapfenschicht der Retina nach Zürn. Sublimat-Eisessig, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. ca. 635 fache Vergr. Die Präparate sind etwa aus der Mitte zwischen Zentrum des Augenhintergrundes und Übergangssaum entnommen.
I Vom Pferde (maiskolbenförmige Zapfen). *II* Von der Katze (palisadenförmige Zapfen, die ebenso lang sind wie die Stäbchen); aufsen sitzen die Pigmentepithelien auf. *III* Vom Rinde (flaschenförmige Zapfen); der 4. Zapfen von links ist ein vorgelagerter. *IV* Vom Schweine (die Zapfen gleichen dickbauchigen Flaschen).

und einer Breite von 4—4,5 μ; die Zapfen des Rindes sind 16—19 μ lang und 2,5 μ breit, die des Pferdes messen 18 bezw. 2,3—2,6 μ (an der bauchigen Auftreibung). die der kleinen Wiederkäuer 18—23 bezw. 2,5—3,75 μ, die des Hundes 22—26 bezw. 1,5—2 μ und endlich die der Katze 24—25 bezw. 1,9—2,1 μ. Der Breitendurchmesser bezieht sich immer auf das Innenglied, nie auf das schmalere Aufsenglied. Es erreichen also nur die Zapfen der Katze die Länge der Stäbchen (Fig. 355 *II*); allerdings ist auch beim Hunde die Differenz nur eine sehr geringe. Die Zapfen sind maiskolbenförmig beim Pferde (Fig. 355 *I*), sie gleichen dünnbauchigen Flaschen bei den Wiederkäuern (Fig. 355 *III*), kurzen, dickbauchigen Flaschen beim Schweine (Fig. 355 *IV*) und Palisaden bei den Fleischfressern (Fig. 355 *II*). Auch die Zapfen setzen sich aus Aufsen- und Innenglied zusammen. Das **Aufsenglied (Fig. 354 *IIa*)** ist meist kurz und zugespitzt, kegelförmig, **nur bei der Katze sehr** lang (Fig. 355 *II*); es zeigt einen starken Glanz und besteht ebenfalls aus Hülle und blätterigem Inhalte. Es sitzt dem breiten, weniger glänzenden Innenglied (Fig. 354 *II b* und *c*) wie der Hals der Flasche auf. Beide sind aber scharf voneinander getrennt. Das voluminöse Innenglied zerfällt in zwei deutlich unterscheidbare Teile, das grofse, mehr oder weniger bauchige Zapfenellipsoid (Fig. 354 *IIb*), das bei den Säugetieren etwa die äufseren zwei Dritteile des Innengliedes ausmacht, während das innere Dritteil von dem weniger färbbaren, kontraktilen Zapfenmyoid (Fig. 354 *IIc*) eingenommen wird, welches der Membrana limitans externa aufsitzt und ohne scharfe Sonderung in den kernhaltigen Teil der Zelle übergeht (Fig. 354 *II d*), aus dem die zur äufseren plexiformen Schicht hinziehende, relativ dicke Zapfenfaser entspringt (s. unten). Der Kern der Zapfenzelle sitzt meist direkt unter, selten über der Grenzschicht.

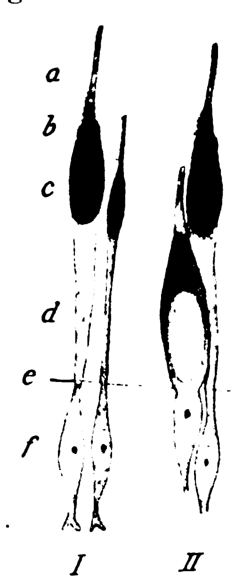


Fig. 356. Zapfen vom Sperling nach Greeff. Osmiumsäure, Zupfpräparat. 1000fache Vergröfserung. *I* Zapfen von verschiedener Gröfse. *a* Aufsenglied. *b* Ölkugel. *c* Ellipsoid. *d* Myoid. *e* Membrana limitans. *f* Zapfenfaser mit Zapfenkorn. *II* Doppelzapfen.

Während bei den Säugetieren und dem Menschen die Zapfen meist farblos sind, besitzen die Vögel in gewissen Bezirken Zapfen mit gefärbten Innengliedern (Einlagerung von feinen roten Körnchen) und vor allem sehr viele, teils schlanke, teils breite Zapfen (Fig. 356 *I*) mit farbigen Öltropfen (Fig. 356 *I b*) am äufseren (chorioidealen) Ende des Innengliedes, also dem Zapfenellipsoid (Fig. 356 *I c*) aufsen aufsitzend. Als Hauptfarben kommen für diese Kugeln nach W. Krause ([158]) bei der Taube Rot, Orange, Gelbgrün und Blau in Betracht. Was die Länge der Zapfen der Vögel im Vergleiche zu der der Stäbchen anlangt, so gilt dieselbe Regel wie bei den Säugern: die Zapfen sind ebenfalls die kürzeren. W. Krause fand beim Huhne eine Zapfenlänge von 25 μ. Neben den einfachen Zapfen sieht man bei Vögeln noch eine Anzahl sog. Doppelzapfen oder Zwillingszapfen (Fig. 356 *II*), die Hannover zuerst beschrieben hat. Es sind das je zwei Zapfen, die mit ihren Innengliedern verwachsen sind, die aber jeder für sich eine Zapfenfaser und ein Zapfenkorn be-

sitzen. Das nähere Verhalten ist meist so, dafs der eine Zapfen, der Hauptzapfen, gröfser ist als der andere, der Nebenzapfen. Der Nebenzapfen ist aber stets dadurch ausgezeichnet, dafs ihm das Ellipsoid und meist auch der farbige Öltropfen fehlt (Fig. 356 *II*); dieser ist im Hauptzapfen nach M. Schultze (246) stets ein gelber.

Was die Verteilung der Stäbchen und Zapfen anlangt, so ist zunächst zu bemerken, dafs die Zapfen in der Minderheit sich finden. In Schnitten sind je 2 Zapfen beim Pferde und Rinde durch 5—7, bei der Katze durch 6—10 Stäbchen voneinander getrennt (Zürn [304]); bei der Katze scheint diese Zahl aber öfters überschritten zu werden. Bei der Taube dagegen fand W. Krause (158) weniger Stäbchen als Zapfen. Wie sich die Verhältnisse an der Area centralis und der Ora serrata gestalten, siehe unten.

An der Basis ihres Innengliedes, da, wo sie der Basalmembran aufsitzen, lassen Stäbchen und Zapfen eine feine, längsgerichtete Streifung erkennen; diese gehört jedoch nicht zu den Gebilden selbst, sondern sie wird bedingt durch von der Membr. lim. ext. senkrecht aufsteigende, feinste Fäden, die die betreffenden Gebilde korbartig umgeben und Faserkörbe (Fig. 362 über *b*) genannt werden. Näheres siehe unter Stützsubstanz der Retina.

b) Membrana limitans externa.

Die äufsere Grenzlamelle (Fig. 358 *c*) tritt uns in Schnitten als zarte Linie entgegen, die die Stäbchen und Zapfen von der darunterliegenden äufseren Körnerschicht trennt. Sie ist keine geschlossene Membran, sondern siebartig durchlöchert, da durch dieselbe sämtliche Stäbchen- und Zapfenfasern hindurchtreten, um zu den zugehörigen Körnern zu gelangen. In Flächenpräparaten stellt sie ein zierliches Netzwerk mit kleineren Löchern für den Durchtritt der Stäbchenfasern und mit gröfseren für den der Zapfenfasern dar. Die Membran wird dadurch gebildet, dafs in der fraglichen Höhe die Fortsätze der Müllerschen Stützzellen (s. unten) fufsartige Anschwellungen besitzen und diese gegenseitig zu der Membran verschmelzen. Von der Aufsenfläche dieser Membran ziehen die schon erwähnten kurzen Fädchen ab, die kranzartig die Basis des Innengliedes eines jeden Stäbchens und Zapfens umgeben und die Faserkörbe bilden. Sehr deutlich ist dieser Faserbesatz an Schnitten durch die Retina der Taube zu sehen.

c) Äufsere Körnerschicht.

Die äufsere Körnerschicht (Fig. 358 *d*) wird durch die Kerne der Stäbchen- und Zapfenzellen gebildet, welche in mehrfacher Lage übereinanderliegen, da sie infolge ihres relativ grofsen Querdurchmessers (dem Querdurchmesser der Stäbchen und Zapfen gegenüber) in einer Reihe nicht Platz finden können. Im allgemeinen ist diese Schicht wenigen Schwankungen in bezug auf die Dicke unterworfen. Die ellipsoiden Zapfenkörner (Fig. 357 *a*) sind bei allen Tieren gröfser als die Stäbchenkörner (Fig. 357 *b*) und liegen stets dicht der Innenfläche der Membrana limitans an. Beim Schweine fand Zürn (304) oft nach aufsen über diese Membran vorgelagerte Zapfenkörner (Fig. 355 *III*), welche Stöhr (268),

Greeff ([89]) u. a. beim Menschen beschreiben, und die auch bei anderen Tieren vorkommen. Die kleineren, ovalen, mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche der Retina stehenden Stäbchenkörner (Fig. 357 *b*) liegen in mehreren Schichten übereinander (in 3—4 beim Pferde, 4—5 beim Schweine, 6 bei den kleinen Wiederkäuern, 6—7 beim Rinde, 7 beim Hunde und 13 bei der Katze nach Zürn und in 2—3 bei der Taube). Das Chromatin der Kerne besitzt für beide Zellarten eine für die Tierart typische Anordnung. Hier sei nur erwähnt, dafs nach Zürn bei den Wiederkäuern, wie auch Fig. 357 *b* zeigt, und nach Henle, Kölliker u. a. beim Schweine das Chromatin der Stäbchenkörner zu 2—3 Scheiben oder polaren Ansammlungen sich zusammenballt. Zwischen den Körnern ziehen sich die Stäbchen- und Zapfenfasern hindurch, von denen die ersteren zarte, geschlängelt verlaufende Fäden darstellen, die in verschiedener Höhe den Kern eingelagert ent-



Fig. 357. Zapfen- und Stäbchenkörner vom Kalbe. Sublimat, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. ca. 500-fache Vergr.

a Zapfenkörner. *b* Stäbchenkörner. *c* Membrana limitans externa mit den abgeschnittenen, aufsen aufsitzenden Stäbchen und Zapfen.

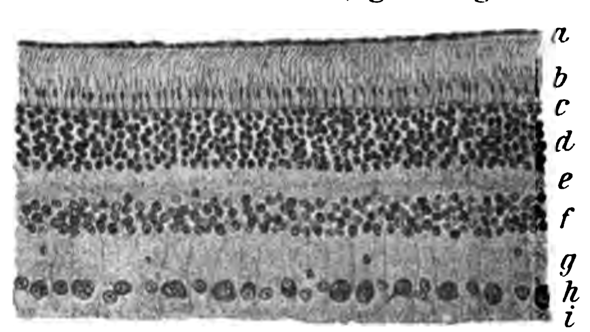


Fig. 358. Netzhaut des Schafes nach Zürn; aus dem Grunde des Bulbus. Sublimat-Eisessig, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. 165fache Vergr. *a* Pigmentepithel. *b* Stäbchen- und Zapfenschicht. *c* Membrana limitans externa. *d* Äufsere Körnerschicht. *e* Äufsere plexiforme Schicht, von der sich nach aufsen (im Bilde nach oben) die Henlesche Faserschicht deutlich abhebt. *f* Innere Körnerschicht. *g* Innere plexiforme Schicht mit versprengten Zellen. *h* Ganglienzellschicht. *i* Nervenfaserschicht, die die Membr. limit. interna nach innen (unten) zu begrenzt.

halten. Dadurch zerfällt jede Stäbchenfaser in einen äufseren und inneren Abschnitt. Der innere Teil endet völlig frei in den oberflächlichsten Schichten der äufseren plexiformen Schicht mit einem kleinen, rundlichen Knöpfchen (Fig. 354 *I* und *III*). Die Zapfenfasern sind weit dicker; ihr Korn liegt oberflächlich dicht unter der Limitans externa (Fig. 357 *a*). Von ihm aus erstrecken sich die Fasern bis ebenfalls in die oberflächlichen Lagen der äufseren plexiformen Schicht hinein, wo sie mit einer kegelförmigen Anschwellung enden, die kurze, zarte, horizontal verlaufende Basilarfäden (Greeff) aussendet. Vereinzelt finden sich zwischen den äufseren Körnern aufsteigende Fasern, welche Landolt ([157]) zuerst bei Amphibien nachweisen konnte. Durch spätere Untersuchungen anderer Autoren wurde festgestellt, dafs diese keulenförmigen Äste (Landoltsche Keulen) aufsteigende Fasern von bipolaren Zellen seien, die ihr Ende mit einer kleinen Anschwellung meist in der Höhe der Membrana limitans externa finden. Ähnliche Funde machte auch Dogiel ([58]) beim Menschen, der sie als intraepitheliale Zweige beschreibt.

Bei der Taube sind Stäbchen- und Zapfenkörner ziemlich langgestreckt; sie stehen mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche und haben unregelmäfsig verteiltes Chromatin. Sie bilden, wie schon erwähnt, eine zwei- bis dreischichtige Körnerlage.

d) Henlesche äufsere Faserschicht.

Diese den äufseren Körnern nach innen folgende zarte, streifige Schicht (Fig. 358 bei *e* und 367 *d*) hat Henle ([112]) zuerst im Bereiche der Macula lutea des Menschen nachgewiesen, wo sie am stärksten ist; nach deren Peripherie hin nimmt sie ab. Kölliker ([144]), Schaper ([289]) und Greeff ([89]) haben später darauf aufmerksam gemacht, dafs diese Schicht in der gesamten Retina vorhanden ist. Dafs sie auch bei allen Haussäugern vorkommt, beschreibt Zürn ([304]) als erster. Diese Schicht wird dadurch gebildet, dafs die Stäbchen- und Zapfenfasern die tiefer gelegenen Stäbchenkörner eine Strecke überragen und dann erst in ihre Endbildungen übergehen. Die Dicke der Schicht hängt von der Dicke der äufseren Körnerschicht bezw. von der Anzahl der Elemente derselben ab. Dementsprechend fand sie Zürn nur schwach ausgebildet beim Pferde und Schweine, deutlicher beim Rinde und den kleinen Wiederkäuern, noch stärker beim Hunde und am ausgeprägtesten bei der Katze. Die Faserschicht hebt sich stets ziemlich deutlich von der äufseren plexiformen oder „Zwischenkörnerschicht“ ab (vergl. Fig. 358 *e* und 367 *d*), da in senkrechten Retinaschnitten die Fasern der Henleschen Schicht mehr oder weniger längsgetroffen sein müssen, die Zone also streifig erscheint, während in der tieferen Lage die Fäden des Geflechtwerkes der plexiformen Schicht in allen Richtungen verlaufen und im Schnitt derselben eine feinkörnige Struktur verleihen, was ihr ja den früheren Namen äufsere „granulierte Schicht“ eingebracht hat. Bei den kleinen Wiederkäuern tritt die Trennung noch deutlicher hervor. Zürn ([304]) fand nämlich, dafs bei diesen Tieren die Endbildungen der Stäbchenfasern sich besonders gut färben lassen: „Eine dichte Reihe von Stäbchenendtröpfchen zieht eine deutliche Grenze zwischen beiden Schichten.“ In der Gegend der stäbchenfreien Fovea centralis des Menschen zeigen die die Henlesche Schicht bildenden Fasern einen eigenartigen Verlauf. Am Fundus foveae (s. S. 486) sind die Schichten der Retina dermafsen reduziert, dafs die inneren Lagen in manchen Fällen gänzlich fehlen (Dimmer[58]). Dann finden sich aufser Zapfenzellen nur die Membranae limitantes und unter dem inneren Grenzhäutchen eine schmale Zone, die aus der Verschmelzung der beiden plexiformen Schichten entstanden ist. Nach der Peripherie hin beginnen allmählich die übrigen Schichten sich innen auf die Zapfenzellen aufzulagern. Es mufs also eine jede zu einem Zapfenkorn der Foveamitte gehörige Bipolare nach der Peripherie hin verschoben und die zugehörige Zapfenfaser sehr lang und radiär zur Foveamitte angeordnet sein. Dadurch erklärt sich auch die oben erwähnte starke Entwicklung der Henleschen Schicht in der Gegend um die Fovea. Ähnliche Lagerungsverhältnisse der Henleschen Fasern fand Zürn ([304]) auch im stäbchenfreien Gebiete der Area centralis gewisser Hunderassen, obwohl diese Area im sonstigen Bau wesentlich von der Macula lutea des Menschen abweicht.

Auch bei den Vögeln (Taube) ist die Henlesche Faserschicht sehr deutlich ausgeprägt.

e) Äufsere plexiforme Schicht.

Die auch als „Zwischenkörnerschicht“ bezeichnete Lage (Fig. 358 *e*) setzt sich aus einem Gewirr von Fäden zusammen, die sich miteinander verfilzen. Im Durchschnitt erscheint der Filz, wie schon angedeutet, körnig (granulierte Schicht). In der äufseren plexiformen Schicht treffen die Endausbreitungen des 1. Neurons mit denen des 2. zusammen; es berühren sich hier die Stäbchen- und Zapfenzellen mit den bipolaren Ganglienzellen aus der inneren Körnerlage. Dadurch, dafs die Endknöpfchen der Stäbchen etwas oberflächlicher liegen als die Endfüfschen der Zapfen, zerfällt die fragliche Schicht in eine äufsere und innere Lage. Die Stäbchenknöpfchen werden von Endverzweigungen gewisser Bipolaren umsponnen, die fast senkrecht aufsteigen. Diese Bipolaren treten nur mit Stäbchen in Kontakt, deren Endknöpfchen in den von den Fäden der aufsteigenden Schenkel der Bipolaren gebildeten Winkeln liegen (Fig. 376 *x*). Die für die Zapfen bestimmten Bipolaren besitzen wie die Zapfenfasern selbst mehr horizontal sich ausbreitende Endbüschel (Fig. 376 *z*); dieselben liegen also etwas tiefer (mehr nach innen) als die für die Stäbchen. Anderseits beteiligen sich aber am Aufbau der Schicht auch die Müllerschen Stützfasern (Fig. 362) durch Abgabe feinster, seitlicher Zweige und durch ihre kurzen, aufsteigenden Äste die Horizontalzellen (Fig. 377 *a*, *b*, *c*) aus der inneren Körnerschicht, die selbst in die plexiforme Schicht vorgelagert sein können.

f) Innere Körnerschicht.

Die von beiden plexiformen Schichten umsäumten inneren Körner (Fig. 358 *f*), die das Ganglion retinae mit den Elementen des 2. Neurons bilden, enthalten 4 verschiedene Arten von Zellkernen. Die Kerne gehören an 1. den horizontalen Zellen, 2. den bipolaren Zellen, 3. den amakrinen Zellen und 4. den Radiärfasern. Da letztere den Gliazellen, also der Stützsubstanz, zuzurechnen sind, so werden sie später besprochen. Bei den Haustieren weist die innere Körnerschicht in bezug auf die Anzahl der einzelnen Zellelemente wesentliche Versch edenheiten auf, deren Kenntnis wir Zürns Untersuchungen ([804]) verdanken, auf die ich verweisen mufs. Bei Pferd und Rind sind die Schichten der inneren Körner ziemlich stark reduziert.

1. Die horizontalen Zellen liegen beim Menschen in zweifacher Lage (Fig. 377 *a*, *b*, *c*), bei den Tieren meist in weitgliederiger Kette (Fig. 359 *a*), an der äufseren Oberfläche der inneren Körnerschicht und sind nach der im wesentlichen in der Horizontalen erfolgenden Ausbreitung ihrer Verzweigungen benannt. Ramon y Cajal ([88]) unterscheidet bei den Säugern 2 Arten:

α) Die äufseren horizontalen Zellen sind ganz an der Oberfläche der inneren Körner, zum Teil noch in der plexiformen Schicht gelegen, und treten nach Sala ([282]) bei Hund und Katze zu den Blutgefäfsen dieser Schicht in enge Beziehungen. Diese Zellen sind platte,



sternförmige Elemente, deren gestreckte, zarte Dendriten oft weite Strecken zurücklegen, frei enden und im Verlaufe nur feinste Fäserchen nach den Stäbchenknöpfchen hin abgeben. Der ebenfalls horizontal verlaufende Neurit löst sich in der äufseren plexiformen Schicht in eine feine Endfaserung auf.

β) Die inneren horizontalen Zellen sind tiefer gelegen und voluminöser als die oberflächlichen. Diese Zellen verhalten sich nur zum Teil ähnlich den vorigen. Eine Anzahl von ihnen gibt aber, wie Kallius ([135]) beim Pferde besonders schön ausgeprägt fand, Protoplasmafortsätze nach der inneren plexiformen Schicht ab; diese müssen also die innere Körnerschicht durchsetzen, bevor sie in ihre Endverzweigungen übergehen (innere Horizontalzellen mit absteigendem Fortsatz; Cajal [38]; Fig. 377 *c*).

Bei den Vögeln unterscheidet Cajal nach der Art der Verästelung bürstenförmige und sternförmige Horizontalzellen.

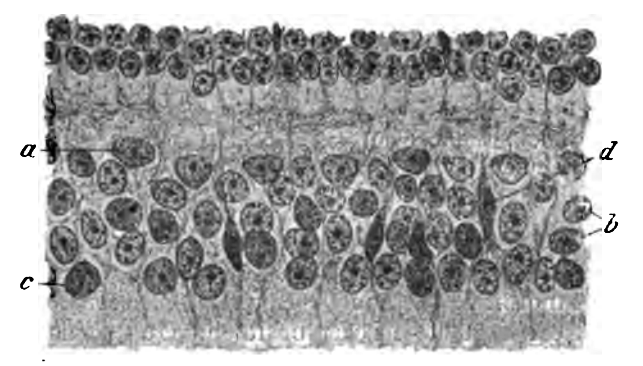


Fig. 359. Innere Körnerschicht aus der runden Area centralis der Retina des Pferdes nach Zürn. Sublimat-Eisessig. 700fache Vergr.
a Horizontalzelle. *b* Bipolare Zelle. *c* Amakrine Zelle. *d* Kerne der Müllerschen Stützzellen mit auf und absteigendem Fortsatz. Von der äufseren plexiformen Schicht hebt sich die Henlesche Faserschicht deutlich ab.

2. Die bipolaren Zellen (Fig. 359 *b*) bilden die mittleren Schichten der inneren Körner. Sie besitzen, wie der Name besagt, 2 sich gegenüberstehende Fortsätze, von denen der äufsere, aufsteigende den Dendriten, der innere, absteigende den Neuriten zuzurechnen ist. Cajal und Kallius haben 3 Arten von Bipolaren je nach dem Verhalten ihrer peripheren, also äufseren Endbüschel unterschieden:

α) Bipolare mit vertikaler Endausbreitung, die Bipolaren für die Stäbchen (Fig. 376 *e*). Ihr aufsteigender Fortsatz teilt sich nach mehr oder weniger kurzem Verlauf in 2—3 Äste, welche auch direkt aus dem Protoplasmaleib entspringen können, und die in der äufseren plexiformen Schicht in eine Anzahl feinster Endzweige sich auflösen, in deren Winkel die Stäbchenknöpfchen von aufsen her sich einlegen. Der absteigende Fortsatz, der Nervenfortsatz, durchsetzt die innere plexiforme Schicht und teilt sich oberhalb der Ganglienzellen des Nv. opticus in wenige gröbere, knopfförmig endende Äste; diese legen sich den Ganglienzellen an (Fig. 376 *r*).

β) Bipolare mit horizontaler Endausbreitung, die Bipolaren für die Zapfen (Fig. 376 *f*). Der kurze, aufsteigende Fortsatz geht in ein in horizontaler Richtung stärker ausgebreitetes Endgeäst über, welches in den tieferen Lagen der äufseren, plexiformen Schicht unter den Endbüscheln der Zapfenzellen gelegen ist und nur mit diesen in Kontakt tritt. Kallius ([135]) und Ebner ([68]) bezweifeln diese Annahme Cajals ([38]) der Bestimmung nur für die Zapfen, da die flächen-

hafte Ausbreitung der Endbüschel eine zu grofse ist. Der zentrale, absteigende Fortsatz hat ein Endbäumchen (Fig. 376 r_1) in der inneren plexiformen Schicht, und zwar in ganz verschiedener Höhe derselben. Ramon y Cajal hat in der Richtung 5 Unterschichten, wenigstens bei niederen Tieren, deutlich ausgeprägt gefunden. Diese Endbüschel treten nie in direkte Berührung mit den Ganglienzellen des Nervus opticus, sondern sie bilden in den verschiedenen Höhen der fraglichen Schicht Geflechte mit den Dendriten derselben, die in die gleiche Zone von innen her einstrahlen (Fig. 376 r_1).

γ) Bipolare von riesiger Gröfse; sie zeichnen sich durch ein reich entwickeltes und besonders stark ausgebreitetes Horizontalgeflecht der aufsteigenden Fortsätze aus. Sie verhalten sich im übrigen wie die Zapfenbipolaren.

Bei den Vögeln scheidet Cajal ([88]) die Bipolaren in äufsere mit reicher Endausbreitung des aufsteigenden Fortsatzes und in innere mit kleinem aufsteigenden Endbüschel. Die inneren Bipolaren tragen in der Regel Landoltsche Keulen (s. S. **476**). Besondere Zellen für die Stäbchen und die Zapfen haben die Vögel nicht.

3. Die amakrinen Zellen (Spongioblasten, Müller; pararetikuläre Zellen, Kallius; Fig. 359 *c*) stellen die innerste, tiefste Zellreihe der inneren Körner dar; sie erhielten ihren Namen deshalb, weil sie einen langen Fortsatz nicht besitzen. Cajal hat bei Säugern und ähnlich auch bei den Vögeln 3 Arten unterschieden:

α) Die schichtenbildenden Amakrine (Fig. 377 *f*, *g*, *h*, *j*, *l*) mit nur einem kurzen, nach der inneren plexiformen Schicht absteigenden Fortsatz, der sich daselbst, ähnlich wie bei den Zapfenbipolaren in 5 verschiedenen Zonen in seine horizontale, oft stark ausgebreitete Endverästelung auflöst. Dieser Endplexus verfilzt sich mit dem der Zapfenbipolaren einerseits und dem der Ganglienzellen andererseits aufs innigste. Manche Amakrine bilden auch Endgeflechte in 2 oder mehreren übereinandergelegenen Zonen.

β) Die diffusen Amakrine (Fig. 377 ***m***, ***n***), deren Verzweigungen an der Schichtenbildung nicht teilnehmen, sondern diffuse Ausbreitungen darstellen. Cajal teilt diese wieder in kleine und grofse diffuse Amakrine.

γ) Die Associationsamakrine, Spongioblasten, welche ziemlich grofse, birnförmige Zellen darstellen, die wenige, meist nur stummelförmige Fortsätze für die erste, also oberflächlichste Unterschicht aufweisen, daneben aber einen starken, langen, als Neurit aufzufassenden Fortsatz besitzen, der in der inneren plexiformen Schicht oberflächlich umbiegt und horizontal weiterverläuft. Es gleichen diese Amakrine also den Horizontalzellen. Die Endverzweigung des Neuriten legt sich um den absteigenden Fortsatz einer schichtenbildenden amakrinen Zelle herum. Auf diese Weise wird eine ziemlich weitgehende Verbindung einzelner amakriner Zellen hergestellt, wonach der Name dieser Elemente gewählt ist. Diese Associationsamakrine treten mit zentrifugalen Fasern des Opticus in Verbindung, worüber unten nachzulesen ist (vergl. Fig. 378).

g) Innere plexiforme Schicht.

In der inneren plexiformen Schicht (Fig. 358*g*) verzweigen sich die in der Richtung von aufsen her eintretenden Fortsätze obengenannter Bipolaren, der Amakrine und der Horizontalzellen mit absteigendem Fortsatz, mit deren zum Teil schichtenbildenden Geflechten sich solche von den aufsteigenden Dendriten der Opticusganglienzellen vereinigen (Fig. 376 r_1). Durch die Zonenbildung erscheint die gesamte Schicht, die in senkrechten Schnitten feinste Körnchenzeichnung aufweist, leicht parallel zur Oberfläche gestreift, andererseits aber durch die radiär hindurchziehenden Müllerschen Stützfasern in der Senkrechten liniiert. Greeff ([89]) fand in dieser Schicht beim Schweine vereinzelte Zellen, die er den Amakrinen zuzurechnen gezwungen ist, da diese in Golgi-Präparaten in bezug auf das Verhalten ihrer Fortsätze genau wie solche sich verhalten. Auch Zürn ([804]) beschreibt derartige versprengte Amakrine bei den Wiederkäuern (Fig. 358*g*) und dem Pferde, bei denen aber nur eine bestimmte Anzahl dieser vorgelagerten Zellen zu den Amakrinen, eine andere zu den Neurogliazellen zu rechnen sind. Beim Pferde und ähnlich auch beim Hunde besitzt die innere plexiforme Schicht den anderen Tieren gegenüber eine auffallend geringe Dicke, während sie beim Schweine einer ganz besonderen Ausbildung sich erfreut.

h) Ganglienzellschicht.

Das 3. Neuron in der Retina stellen Nervenzellen dar, welche sich der inneren plexiformen Schicht nach innen in einfacher Reihe anschliefsen (Fig. 358*h*). Es sind das multipolare, grofse Ganglienzellen (Fig. 360), deren Dendriten, wie schon erwähnt, an der Schichtenbildung in der Nachbarzone sich beteiligen, deren ungeteilte Neuriten die innerste selbständige Schicht der Retina bilden, die Nervenfaserschicht. Da diese Ganglienzellen zu den Opticusfasern gehören, bezeichnet man sie in ihrer Gesamtheit auch als Ganglion nervi optici im Gegensatz zu dem obenerwähnten Ganglion retinae. Während die Ganglienzellen beim Menschen, den kleinen Wiederkäuern, dem Schweine und den Vögeln im allgemeinen im Augenhintergrunde in einfacher dichter Reihe nebeneinander liegen und nur durch die zwischen ihnen hindurchziehenden Radiärfasern getrennt sind, ist der medial vom Opticuseintritt gelegene Teil des Hintergrundes bei den Fleischfressern und die

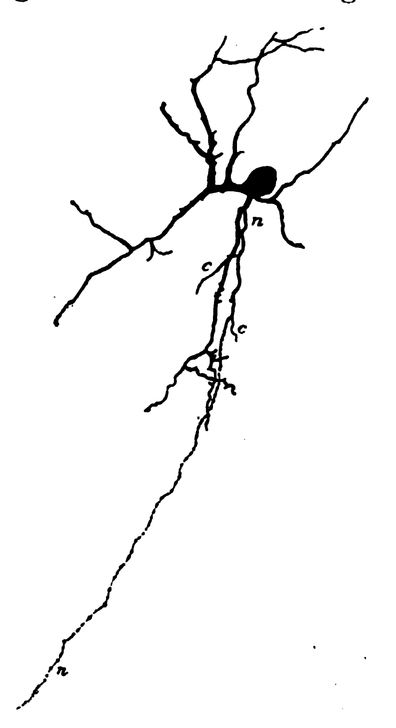


Fig. 360. Zelle aus dem Ganglion nervi optici der Katze nach Ebner. Golgi-Präparat. 325fache Vergr.
n Neurit. *c* Dessen Collateralen. Die übrigen Fortsätze sind Dendriten.

gesamte Retina (exkl. Area) beim Rinde nach Zürn weit spärlicher mit Ganglienzellen versehen. Noch stärker ist diese Reduktion beim Pferde ausgeprägt, bei dem grofse Lücken zwischen den einzelnen Zellen zu sehen sind. Nach der Ora serrata hin werden bei allen Tieren die Ganglienzellen spärlicher, aber auch gröfser (Greeff[89], Zürn[304]). Die Form der Zellen ist ganz nach der Art der Abzweigung und der Zahl der Äste verschieden; auch die Gröfse variiert stark (10—30 μ beim Pferde; Zürn). In bezug auf die feinere Struktur verhalten sich die Zellen des Ganglion nervi optici nicht anders als die der zentralen Organe, auf die ich verweise. Sowohl Tigroidschollen (Nisslsche Körperchen) als auch Fibrillen sind in den Zellen zugegen, wie neben anderen Autoren jüngst wieder Ramon y Cajal ([39]) und Bartels ([18]) beschrieben haben. Die Dendriten treten in der Ein- oder Mehrzahl auf und lassen je nach der Art der Verzweigung eine ganze Anzahl verschiedener Typen unterscheiden, von denen wie bei den Amakrinen die diffusen und die schichtenbildenden am zahlreichsten sind. Letztere sind nach Cajal ([38]) je nach der Lage des Endplexus in Zellen der ersten, zweiten etc. Zone zu trennen und lassen aufserdem einen kleinen, einen mittleren und einen Riesentypus erkennen, auf die aber nicht weiter eingegangen werden kann. Aus dem Zelleib oder seltener von einem der starken Dendriten aus entspringt an dessen innerer Seite der Neurit (Fig. 360*n*), der in die Nervenfaserschicht eintritt und unten genauer beschrieben wird.

Beim Menschen sind von Dogiel ([59]) und Greeff ([88]) auch Zwillingsganglienzellen beschrieben worden, die sich durch einen dicken Protoplasmafortsatz miteinander verbinden, der seinerseits feinere Zweige abgibt. Bei den Haustieren sind meines Wissens solche Zellen nicht gefunden worden. Neben den Ganglienzellen finden sich in der gleichen Zone die schon bei der inneren plexiformen Schicht erwähnten versprengten Amakrinen und Neurogliazellen; letztere gleichen denen der Nervenfaserschicht bezw. des Sehnerven vollständig (s. S. 485).

i) Nervenfaserschicht.

Die Ganglienzellen des Nervus opticus entsenden nach innen je einen Neuriten, der in gewisser Entfernung von dem Zelleibe umbiegt und in der innersten Schicht, der Nervenfaserschicht (Fig. 358*i*) der Retina, angelangt zur Papilla optica hinzieht. Die fragliche Schicht wird also nur aus Nervenfasern aufgebaut, wenn man von Stützzellen und Blutgefäfsen absieht. Dieses einfache Verhalten der Neuriten der Opticusganglienzellen ist aber nicht immer zu finden. Eine grofse Anzahl gibt vielmehr kurz nach dem Ursprunge Collateralen (Fig. 360*c*) ab, die ein reichentwickeltes Netzwerk um die Ganglienzellen bilden (Michel[188], Marenghi[172]).

Die Hauptmenge der Nervenfasern ist radiär angeordnet. Daraus geht ohne weiteres hervor, dafs an der Peripherie der Retina die Faserschicht sehr dünn sein, nach dem Augengrunde zu aber allmählich stärker werden mufs; in der Nähe der Papille (cf. Fig. 381), wo sich die Fasern naturgemäfs stark zusammendrängen, erreicht die Schicht die beträchtlichste Dicke. Aber auch nach der Tierart herrschen in bezug auf die Stärke der Schicht bedeutende Unterschiede: am dicksten ist die

Faserschicht beim Pferde. Was den Verlauf der Nervenfasern anlangt, so sind sie im allgemeinen zu Bündeln angeordnet, die aber bei den verschiedenen Tieren verschieden deutlich in die Erscheinung treten und bei den Wiederkäuern jedenfalls am ausgeprägtesten sind (Zürn [304]). In der Gegend der Area centralis ziehen, wie es Michel ([188]) für die Macula des Menschen zuerst angegeben hat, auch bei den Haustieren (Zürn [304]) die Opticusfasern bogenförmig um das begrenzte Gebiet, um sich — mit Ausnahme des Pferdes — jenseits, also temporal von der Area wieder zu vereinigen. Nur eine dünne Schicht von Nervenfasern zieht über die Area hinweg, was auch Ganser ([83]) schon bei der Katze beschreibt.

Jede einzelne Nervenfaser stellt, wie schon gesagt, den Neuritfortsatz einer Ganglienzelle, also einen Achsenzylinder dar, der im Bereiche der Retina nackt bleibt, keine Scheiden erhält und einen Durchmesser von äufserster Feinheit bis zu 3—5 μ besitzt. Im frischen Zustande sollen diese Neuriten nach Greeff ([89]) glatt, nach Einwirkung der verschiedensten Reagentien aber varikös erscheinen. Die einzelnen Primitivfibrillen sind durch spärliches Neuroplasma zusammengehalten, welches nur in der Nähe des Ursprunges aus der Zelle reichlicher sich findet und diesem Teile ein streifiges Aussehen verleiht. Nur ausnahmsweise finden sich in der Retina vereinzelte Achsenzylinder mit Markscheide, bei gewissen Säugern (Hase und Kaninchen; Greeff) jedoch sind in bestimmten Bezirken des Augenhintergrundes gröfsere Mengen solcher Elemente konstant nachzuweisen. Ob bei den Haustieren abnormer Weise in der Gegend der Papille wie beim Menschen (Literatur bei Michel [185]) Bündel von markhaltigen Nervenfasern vorkommen, ist mir nicht bekannt geworden, jedoch gibt Schlampp ([241]) an, dafs beim Rinde und Hunde solche Abweichungen zu finden seien.

Die Nervenfaserschicht der Retina der Vögel zeichnet sich ähnlich wie die des Pferdes vor allem durch einen mächtigen Dickendurchmesser aus.

Alle die erwähnten nervösen Elemente der Faserschicht leiten zentripetal. Durch die Untersuchungen Cajals und Dogiels sind aber auch zentrifugale Fasern mit Sicherheit nachgewiesen worden. Diese treten aus dem Sehnerven in die Faserschicht der Retina ein und verzweigen sich schliefslich frei endigend in der inneren Körnerschicht, und zwar umspinnen ihre spärlichen Endäste die oben beschriebenen Associationsamakrine (cf. Fig. 378 *a*). Nach Dogiel enden bei Vögeln diese zentrifugalen Fasern schon in der inneren plexiformen Schicht, wo sie mit Geflechten der Amakrine in Kontakt treten.

Über die zwischen den Nervenfasern und den Ganglienzellen vorkommenden Gliazellen s. S. 485. Hier sei erwähnt, dafs man sie nur in der Nachbarschaft der Papilla optica antrifft.

k) Membrana limitans interna.

Auf Querschnitten ist die Retina vitreal scharf begrenzt durch eine bei bestimmten Färbungen als deutliche Linie imponierende Lamelle, die Membrana limitans interna. Diese wird genau wie die äufsere durch Endfüfschen der Müllerschen Stützfasern gebildet, die durch zarte Kittmengen zusammengehalten werden; sie läfst sich demgemäfs nicht isolieren. Mit Silbernitrat behandelt, zeigt die innere Oberfläche der

Retina eine zierliche, braune Gitterzeichnung, entsprechend den Kittlinien zwischen den Füfsen der Stützzellen (Fig. 361). Von Tornatola ([275]) wird diese Membran geleugnet; darüber s. unten.

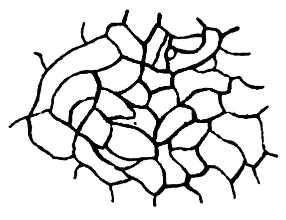


Fig. 361. Fufsplatten der Müllerschen Stützfasern an der Membrana limitans interna des Hundes. Silbernitrat. 900fache Vergr.

II. Die Stützsubstanz, Neuroglia der Retina.

Am Aufbau des Stützgewebes der Retina beteiligen sich 2 gänzlich verschiedene Zellelemente: die Müllerschen Stützzellen oder Radiärfasern und die Spinnenzellen.

1. Die Müllerschen Stützzellen. Die Radiärfasern sind Gliazellen von eigenartiger Form und Lagerung. Sie durchziehen, wie Fig. 362 zeigt, die Retina von der Membrana limitans interna bis zur Membrana limitans externa in radiärer Richtung und senken sich mit feinsten Fortsätzen noch zwischen die basalen Teile der Stäbchen und Zapfen ein. Ihr länglich-ovaler Kern liegt in der inneren Körnerschicht, mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche der Retina gestellt; er ist durch die gestreckte Form deutlich von den anderen Elementen dieser Schicht zu unterscheiden (Fig. 359 *d*). Der Zelleib gleicht einem langen, manchmal geteilten Stabe, der an seiner Oberfläche zahlreiche kurze Äste und Blätter trägt und so ein zottiges, zerklüftetes Aussehen bekommt. Vom Kerne aus nach innen gerichtet ist die geschilderte Stabform meist gut erhalten. Im Bereiche der inneren Körnerschicht (Fig. 362 *ik*) sitzen an der Oberfläche gebogene, blattartige Anhänge, die sich zwischen die einzelnen Körner der Schicht einschieben und mit benachbarten sich verbinden, so dafs ziemlich vollständige Scheiden um diese entstehen. In der inneren plexiformen Schicht (Fig. 362 *ig*) sind die Anhänge mehr zottig und verzweigt. Auch in der Ganglienzell- und Nervenfaserschicht besitzen die Stützzellen faserige Anhänge, die jedoch sehr spärlich vertreten sind. An der inneren Oberfläche angelangt, verbreitern sich die Fasern kegelartig und stofsen an der Basis mit den benachbarten zusammen, mit denen sie durch Kitt verbunden sind (s. S. 483). Auf diese Weise wird die obenerwähnte scheinbar einheitliche Membran gebildet, die Limitans interna, die aber an mit Silber behandelten Flächenpräparaten den wahren Aufbau deutlich zeigt (vergl. Fig. 361). Demgegenüber will Tornatola ([275]) gefunden haben, dafs die Limitans interna gar nicht existiere, und dafs von den Fufsplatten aus die Müllerschen Stützfasern direkt in die Fasern des Glaskörpers sich fortsetzen. Diese Theorie ist unhaltbar und durch nichts bewiesen, worauf Retzius ([225]) besonders hinweist. Der vom Kern aus aufsteigende Teil der Radiärfasern ist mehr zerklüftet; in der äufseren plexiformen Schicht (Fig. 362 *äg*) sitzen wiederum fädige Seitenstrahlen, in der äufseren Körnerschicht (Fig. 362 *äk*) aber löst sich der Stamm zu einer ganzen Anzahl von Plättchen auf, die ein kompliziertes Scheidewandsystem um die Körner herum bilden. An der äufseren Oberfläche dieser Schicht vereinigen sich sämtliche Teile der Stützzellen zu einem horizontalen, gegitterten Blatt, zur Limitans externa (Fig. 362 *le*), durch dessen Löcher, wie oben schon erwähnt, die Zapfen- und Stäbchenzellen hindurchtreten.

Aufsen sitzen dieser siebartig durchbrochenen Lamelle zarte, senkrecht aufsteigende Fäserchen an, die die Stäbchen und Zapfen gleich einem Stabkranz rings umgeben, die sog. Faserkörbe (Fig. 362 über *le*). In gewöhnlich behandelten Schnitten treten die Radiärfasern am deutlichsten beim Pferde, am schwächsten beim Hunde hervor (Zürn[804]).

Die Radiärfasern der Vögel weichen insofern von denen der Säuger ab, als der vom Kern (nach innen) absteigende Fortsatz in eine ziemlich beträchtliche Anzahl von zarten Fasern zerfällt, die nur eine geringe Menge von Seitenzweigen entsenden. Die fraglichen Zellen kommen in gewissen Bezirken der Retina so zahlreich vor, dafs in Schnitten beispielsweise von der Taube die langen, senkrecht gestellten Kerne derselben, die alle etwa in der Mitte der inneren Körnerschicht in gleicher Höhe liegen, diese Schicht gleichsam in eine äufsere und innere Lage teilen.

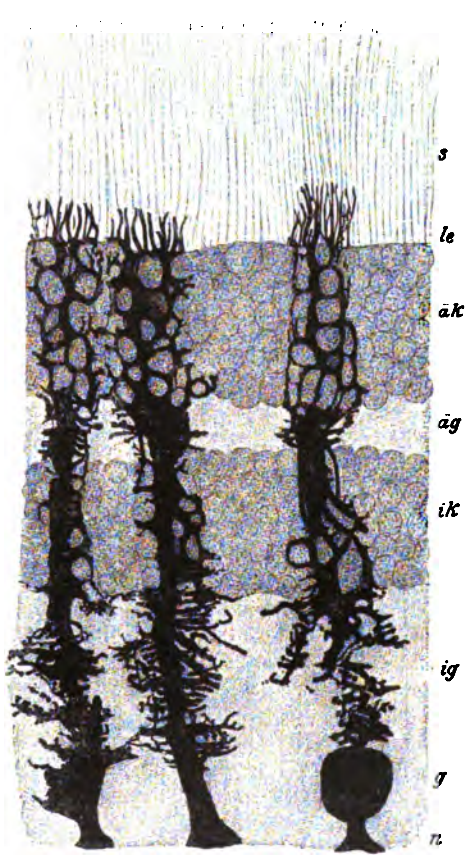


Fig. 362. Müllersche Stützfasern aus der Retina des Kaninchens nach Ebner. Golgi-Präparat. 700fache Vergr. 3 Zellen sind imprägniert. *s* Schicht der Stäbchen und Zapfen, in die von unten her die Faserkörbe der Stützzellen eindringen. *le* Limitans externa. *äk* Äufsere Körnerschicht. *äg* Äufsere plexiforme Schicht. *ik* Innere Körnerschicht, in der die im Bilde unsichtbaren Kerne der Stützfasern liegen. *ig* Innere plexiforme Schicht. *g* Ganglienzellschicht. *n* Nervenfaserschicht, an deren freier Oberfläche die Fufsplatten der Stützfasern sitzen.

2. Die Spinnenzellen. Die als Spinnenzellen bezeichneten Gliazellen finden sich in der Hauptsache in der Nervenfaserschicht der Retina, wenigstens so weit, als diese Schicht noch eine beträchtliche Dicke aufweist; sie kommen aber auch zwischen den Ganglienzellen vor und entsenden Fortsätze nach aufsen bis in die innere plexiforme Schicht hinein, in der Zürn ([804]) ebenfalls vereinzelte Gliazellen nachweisen konnte (s. S. 481). Mit den Nervenfasern ziehen sie durch die Lamina cribrosa in den Nervus opticus hinein. Sie gleichen vollkommen den Gliazellen des Sehnerven (Fig. 363 *a* und *b*) und der weifsen Substanz des Gehirnes. In gewöhnlich gefärbten Schnitten sieht man nur ihre rundlich-ovalen, blassen Kerne von einer geringen Menge feinkörnigen Protoplasmas umgeben. Nach Golgis Methode erhalten jedoch die Zellen ein anderes Aussehen, dem sie den Namen Spinnenzellen verdanken. Von der Oberfläche des runden, dreieckigen oder auch sternförmigen Zelleibes gehen 15—25 feinste, sehr lange Fäden aus, die gestreckt verlaufen oder sich verschlingen und überkreuzen und in der Richtung der Nervenfasern die gröfste Länge besitzen. Die Zellen ge-

hören dem Typus der Langstrahler an und bilden mit ihrem Fädenwerk zur Isolierung einen dichten Filz um die einzelnen Nervenfasern: die Fäden der einzelnen Zellen verbinden sich aber niemals miteinander, so dafs ein Neuroglianetz nicht existiert (Greeff[87]).

Die Spinnenzellen der Vögel zeigen nichts Besonderes.

Die Area centralis retinae.

Die Area centralis retinae der Tiere entspricht der Macula lutea des Menschen, die mit einer den Säugetieren fehlenden Fovea centralis ausgestattet ist. Die Macula des Menschen kennzeichnet sich durch folgende Punkte: In der Retina werden nach dem Rande des Gebildes hin allmählich die Stäbchenzellen spärlicher und schliefslich verschwinden sie ganz, so dafs in der Neuroepithelschicht nur noch Zapfenzellen zu finden sind, die vor den übrigen durch eine schlankere Form des Zapfens selbst ausgezeichnet sind. In der äufseren Körnerschicht liegen demgemäfs dort nur Zapfenkörner und diese in mehrfacher Reihe.

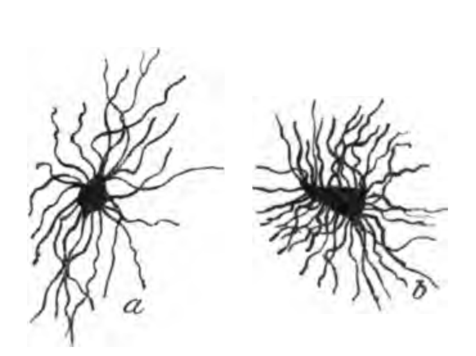


Fig. 363. Neurogliazellen aus dem Sehnerven des Menschen nach Greeff. Chromosmium-Silberimprägnation. *a* aus der Mitte, *b* aus der Randzone des längsgeschnittenen Nerven.

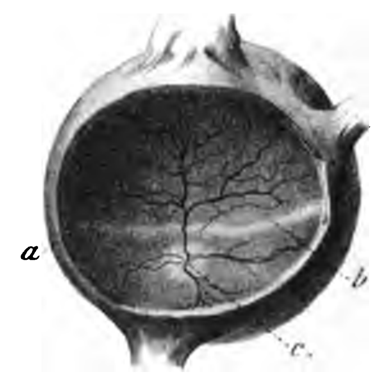


Fig. 364. Rechter Augenhintergrund vom Rinde nach Zürn. Sublimatfixierung. *a* Runde Area centralis. *b* Streifenförmige Area centralis. *c* Papilla optica mit eintretenden Retinalgefäfsen.

Von den Zapfenfasern wird eine beträchtliche Henlesche Faserschicht (s. unten) mit schräg nach innen zum Zentrum der Macula geneigtem Verlaufe gebildet. Die inneren Körner zeigen sich vermehrt, ebenso die Ganglienzellen, die bis zu 8—10facher Lage anschwellen; die Nervenfaserschicht ist dünn und nur aus feinsten Fäden zusammengesetzt. Im Zentrum der Macula tritt eine Reduktion der Schichten ein, und es fliefsen alle Gehirnschichten mit den Zapfenkörnern zu einer einfachen Lage zusammen, so dafs am Fundus foveae eigentlich nur Zapfenzellen zugegen sind.

Bei den Tieren vertritt die Stelle der Macula die sog. Area centralis, die sich aber in verschiedenen wesentlichen Punkten von jener unterscheidet. Die ersten histologischen Angaben über eine Area machte Ganser ([88]) bei der Katze, ihm folgte Schwalbe ([252]), der sie beim Schafe fand, und Chievitz ([43] und [44]), der sich eingehender

bei den Wirbeltieren mit dieser Frage beschäftigte und bei gewissen Tieren eine streifenförmige, bei anderen eine runde Area fand. Neuerdings ist es Zürn ([804]) gewesen, der eine klare Übersicht über die Verhältnisse bei den Haustieren gibt. Ich folge hier den Zürnschen Angaben. Während Chievitz beim Pferde, dem Rinde und dem Schweine eine streifenförmige, bei dem Schafe, dem Hunde, der Katze und der Taube aber eine runde Area finden konnte, kommt nach Zürn dem Pferde, dem Rinde und dem Schweine sowohl eine runde als eine streifenförmige zu, während bei Schaf und Ziege, dem Hunde und der Katze nur die runde ausgebildet ist. Die runde Area ist also bei allen Tieren zugegen; sie vertritt die Stelle der Macula lutea des Menschen; sie ist, wie sich ohne weiteres aus deren Lage ergibt, für binoculares Sehen eingerichtet, während die streifenförmige nach ihrem Sitze nur monocularem Sehen dienen kann (vergl. Fig. 364). Die **runde Area** (Fig. 364 *a*) liegt den Verhältnissen der Macula entsprechend temporal von der Eintrittsstelle des Opticus im Augenhintergrunde, und zwar bei den verschiedenen Tieren in wechselnder Entfernung von derselben (s. bei Zürn [804]). Bei Tieren, die eine streifenförmige Area haben, sitzt sie an deren lateralem Ende (Fig. 364). Ihr horizontaler Durchmesser schwankt zwischen 1,6 (Hund) und 2,8 mm (Pferd). Die **streifenförmige Area** (Fig. 364 *b*) zieht sich quer über den Augenhintergrund hinweg, dicht über der unteren Tapetgrenze, also auch über der Papilla optica (Fig. 364 *c*) gelegen. Sie hebt sich schon makroskopisch als heller Querstreif vom Augengrunde ab.

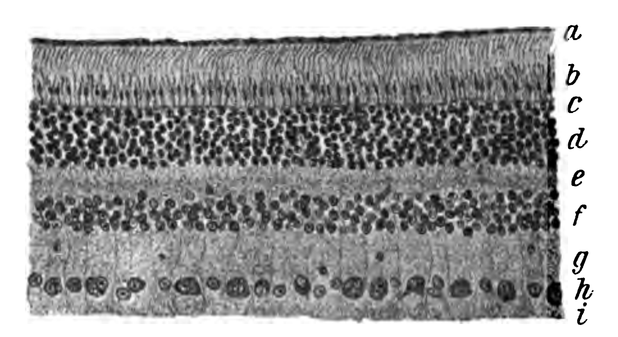


Fig. 365. Netzhaut des Schafes nach Zürn; aus dem Grunde des Bulbus. Sublimat-Eisessig, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. 165fache Vergr. *a* Pigmentepithel. *b* Stäbchen- und Zapfenschicht. *c* Membrana limitans externa. *d* Äufsere Körnerschicht. *e* Äufsere plexiforme Schicht, von der sich nach aufsen (im Bilde nach oben) die Henlesche Faserschicht deutlich abhebt. *f* Innere Körnerschicht. *g* Innere plexiforme Schicht mit versprengten Zellen. *h* Ganglienzellschicht. *i* Nervenfaserschicht, die die Membr. limit. interna nach innen (unten) zu begrenzt.

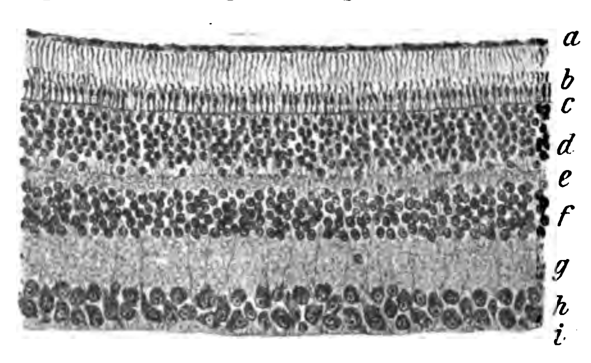


Fig 366. Netzhaut des Schafes aus der Area nach Zürn. Sublimat-Eisessig, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. 165fache Vergr. Bezeichnung wie bei Fig. 365. Vor allem ist eine Vermehrung der Elemente in der inneren Körnerschicht und in der der Ganglienzellen zu bemerken.

Histologisch ist die runde Area centralis entschieden höher dif-

ferenziert als die streifenförmige. Die runde Area kennzeichnet sich durchgehends durch folgende Punkte: Die Nervenfaserschicht ist in der Höhe der Area centralis rotunda verdünnt (Fig. 366 *i*), und zwar dadurch,

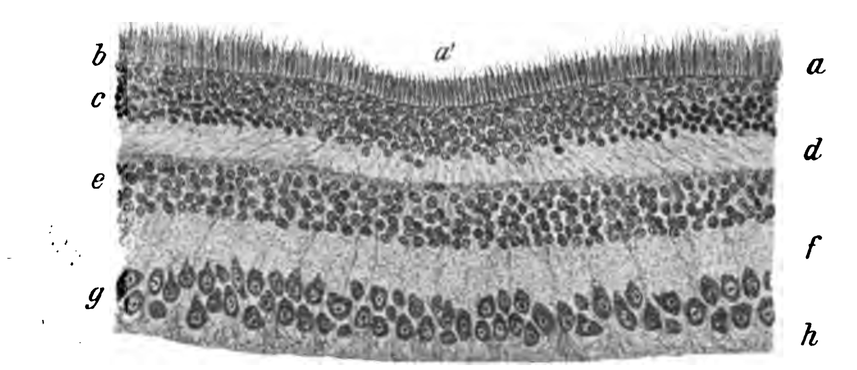


Fig. 367. Area centralis aus der Retina des Hundes mit Fovea externa nach Zürn. Sublimat-Eisessig, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. 245fache Vergr.
a Stäbchen- und Zapfenschicht, die bei *a'* von aufsen her eingesenkt erscheint zur Fovea externa; an der gleichen Stelle fehlen die Stäbchen, es sind nur Zapfen vorhanden. *b* Körner der Zapfen dicht unter der Grenzmembran; vermehren sich nach der Fovea hin analog der Zunahme der Zahl der Zapfen; wo die Stäbchen fehlen, fehlen auch die Körner der Stäbchen (*c*). *d* Henlesche Faserschicht, darunter die schmale, äufsere plexiforme Schicht. *e* Innere Körnerschicht. *f* Innere plexiforme Schicht. *g* Ganglienzellschicht. *h* Nervenfaserschicht.

dafs viele Fasern seitlich um die Area herumziehen, um sich jenseits derselben wiedern einander zu nähern und zusammenzufliefsen, was beim Pferde nach Zürn ([304]) aber ausbleibt. Die Ganglienzellen sind derart vermehrt, dafs sie 2—3 übereinanderliegende Reihen bilden (Fig. 366 *h*); auch die plexiformen Schichten nehmen an Durchmesser zu, und die Henlesche Faserschicht (Fig. 367 *d*) tritt deutlicher hervor; die inneren Körner (Fig. 366 *f*) sind stets stark vermehrt, was vor allem die Bipolaren, aber auch die Amakrine betrifft; beim Pferde und Hunde sind auch die Horizontalzellen vermehrt. Die äufsere Körnerschicht (Fig. 366 *d*) zeigt sich dagegen im Durchmesser reduziert, da die absolute Zahl der Sehzellen in der Area abnimmt. Im Bereiche der Area sind die dünneren Stäbchen auf Kosten der dickeren Zapfen vermindert; dementsprechend müssen auch die Stäbchenkörner nach Zahl reduziert, die Zapfenkörner dagegen vermehrt sein. Je dicker die Zapfen sind, und je stärker diese in der Area an Zahl zunehmen, um so stärker mufs sich die Reduktion in der Zahl der äufseren Körner bemerkbar machen.

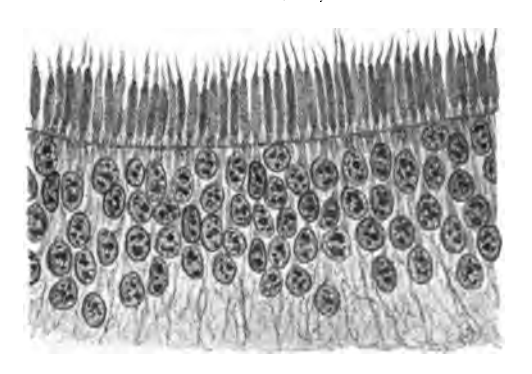


Fig. 368. Gegend der Fovea externa aus der Area centralis der Retina des Hundes mit Zapfen und Zapfenkörnern nach Zürn. Behandlung wie Fig. 367. 700fache Vergr. Es fehlen die Stäbchen vollständig, ebenso die Stäbchenkörner.

Als Repräsentanten dieser stärksten Reduktion führt Zürn ([304]) das Rind an; beim Schweine dagegen, das auch sehr dicke Zapfen hat, ist nur eine recht geringe Zunahme der Zahl derselben zu konstatieren, womit eine nur schwache, ja sogar ausbleibende Verdünnung der äufseren Körnerschicht Hand in Hand geht. Das wichtigste Ergebnis der Zürnschen Untersuchungen ist aber der Fund eines stäbchenfreien Gebietes in der Area gewisser Hunderassen. Bei diesen Hunderassen (Rattlern, Jagdhunden), die erfahrungsgemäfs sehr scharfsichtig sind, konnte Zürn feststellen, dafs die Stäbchen in dem Gebiete vollständig fehlen (Fig. 367 bei *a'* und Fig. 368), und dafs in der äufseren Körnerschicht demgemäfs nur Zapfenkörner nachweisbar sind, was sehr deutlich aus Fig. 367 *b* und *c* hervorgeht. Mit diesem Funde ist also eine Brücke zu den Verhältnissen beim Menschen geschlagen. Der Höhendurchmesser des Areabezirkes ist bei allen Tieren dem der übrigen Teile der Retina gegenüber ein gröfserer, was ohne weiteres aus dem Geschilderten zu folgern ist. Eine Fovea centralis interna, wie sie der Mensch in der Macula besitzt, wurde bei den Haustieren übereinstimmend nie gefunden. Nur W. Krause ([154]) will eine solche bei der Katze gesehen haben — ein alleinstehender Fund. Dagegen beobachtete Zürn ([304]) bei Hund und Katze eine Fovea externa (Fig. 367 *a'*), eine leichte Einbuchtung an der äufseren Oberfläche, die auch beim Menschen von verschiedenen Autoren beschrieben wird. Sie wird dort bedingt durch die relativ stärkere Reduktion der Sehzellen und die relativ geringere Vermehrung der nervösen Zellen in der Mitte der runden Area und durch die besonders starke Ausbildung der Henleschen Faserschicht in der Peripherie der Area. Die Müllerschen Stützfasern fand Zürn nur bei Hund und Katze in der Area vermehrt.

Die weniger hoch organisierte streifenförmige Area centralis des Pferdes, des Rindes und des Schweines zeigt eine nur geringe Zunahme der Zahl der Ganglienzellen, so dafs diese eine eng geschlossene Kette ohne Schichtung bilden. Entgegen den Verhältnissen der runden Area sind die Sehzellen, also die Stäbchen und Zapfen und deren Körner, nach Zahl vermehrt. Die übrigen Punkte sind etwa übereinstimmend.

Auch die Vögel besitzen eine Area centralis, und zwar eine runde. Die runde Area der Taube, die mit einer Fovea interna ausgestattet ist, ist nach Chievitz ([43]) folgendermafsen gebaut. Um die Fovea findet sich durch Anhäufung der Zellenelemente ein Ringwall, der peripher allmählich verflacht. Die Opticusfasern weichen wie bei den Säugetieren um die Area bogig aus, sich jenseits wieder vereinigend. Dadurch wird auch bei den Vögeln die Nervenfaserschicht im Gebiete der Area verdünnt. Am Grunde der Fovea ist sie äufserst dünn. Ganglienzellschicht und innere Körner nehmen auch an Durchmesser ab, während die plexiformen Schichten ohne Veränderung passieren, anderseits aber die äufseren Körner in der Foveamitte die mächtigste Dicke erreichen. Die Zapfen sind dort schmaler, stehen also dichter. Endlich zeigen die Zellen des Ganglion retinae (innere Körner) noch eine eigenartige Anordnung. Sie strahlen in Flachpräparaten radiär von der Foveamitte aus und bilden so eine zierliche Sternfigur.

Die Ora serrata.

Der beim Menschen als Ora serrata bezeichnete Übergangsrand der vielschichtigen Pars optica in die einschichtige Pars ciliaris der

Retina verdient bei Tieren den Namen nicht, da, wie oben erwähnt, derselbe keine gezackte, sondern eine gerade Kreislinie (Schoen[244], Zürn[304]) bildet, die nach meinen Beobachtungen aber Unregelmäfsigkeiten in der Kreisform aufweist. Beim Menschen zeigt ein Meridionalschnitt aus dieser Gegend folgende Einzelheiten: Der Übergang des inneren Blattes der Pars optica retinae (Fig. 369 *a*) in die unpigmentierte Epithellage der Pars ciliaris retinae (Fig. 369 *c*) erfolgt ziemlich plötzlich. Die Nervenfaserschicht wird dünner und verschwindet schliefslich; auch die Ganglienzellen verlieren sich. Äufsere und innere Körner verschmelzen miteinander (Fig. 369 *a'*) durch Verschwinden der äufseren plexiformen Schicht; die Stäbchen hören früher auf als die Zapfen, und diese verlieren ihre Aufsenglieder. So finden wir also an dieser Stelle von aufsen nach innen rudimentäre Zapfen, eine Lage von Körnern und eine aus der inneren plexiformen Schicht und der Nervenfaserschicht gebildete faserige Lage, die innen durch die Membrana limitans interna begrenzt wird. Die Müllerschen Stützfasern sind zahlreich vorhanden: ihre Kerne finden sich in den verschiedensten Höhen der so reduzierten Retina. Sie verlaufen nicht mehr radiär, sondern unregelmäfsig, verdrängen schliefslich alle übrigen Retinaelemente und gehen direkt in die unpigmentierte Epithellage der Pars ciliaris retinae (vergl. Fig. 369 *c*) über. Die ersten genaueren Untersuchungen hierüber sind in H. Müllers ausgezeichneter Abhandlung ([198]) niedergelegt. Nicht selten ist die Gegend der Ora serrata der Sitz von Altersveränderungen, die darin bestehen, dafs der in Meridionalschnitten bogenartig verlaufende Übergangsrand an seinem Scheitel, von dem eine gewisse Anzahl von Zonulafasern (s. unten) ausstrahlen, in zahnartige, nach vorn gerichtete Zacken ausgezogen ist (Schoen[244]), und dafs in der inneren faserigen Schicht der Oragegend der Retina zystenartige Bildungen auftreten, die Merkel ([177]), Iwanoff ([181]), Kuhnt ([156]) u. a. beschrieben. Zürn ([304]) fand beim Hunde ähnliche mikroskopische Verhältnisse in der Gegend der Ora und auch einen plötzlich erfolgenden Übergang in die Pars ciliaris retinae; beim Pferde und Rinde jedoch war dieser Übergang ein ganz allmählicher. Dem kann ich mich im allgemeinen anschliefsen; beim Pferde sah ich aber in bezug auf den Übergang in den einzelnen Sektoren des Auges Verschiedenheiten: Im dorsalen und ventralen sind die



Fig. 369. Ora serrata von der Ziege (aus dem oberen Quadranten). Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. 110 fache Vergr.
a Inneres vielschichtiges Blatt der Pars optica retinae. *a'* Zusammenfliefsen der äufseren und inneren Körner. *b* Äufseres einschichtiges Blatt der Pars optica retinae (Pigmentepithel der Retina). *c* Innere pigmentfreie Epithellage der Pars ciliaris retinae. *d* Äufsere pigmentierte Epithellage der Pars ciliaris retinae. *e* Chorioidea und deren Übergang in den Orbiculus ciliaris mit grofsen Blutgefäfsen (Plexus Hovii.)

Verhältnisse, wie sie Zürn schildert; im temporalen und nasalen jedoch erfolgt der Übergang weit rascher, so dafs das Bild dem beim Hunde auffallend ähnelt. Für die anderen Tiere läfst sich feststellen, dafs die kleinen Wiederkäuer (Fig. 369) einen ebenfalls ziemlich raschen Abfall der Retinaschichten zeigen, noch mehr aber die Katze, so dafs sie darin dem Hunde gleicht, während das Schwein mehr dem Pferde sich nähert. Bei den kleinen Wiederkäuern und dem Schweine erfolgt jedoch in dem nasalen Sektor, in welchem der Orbiculus ciliaris sehr schmal ist oder fast vollständig fehlt (s. S. 443), der Übergang ebenfalls sehr plötzlich. Nur das Rinder- und Fleischfresserauge zeigt Verschiedenheiten nach Regionen nicht. Beim Pferde lassen sich zweifellos den Schoenschen Zacken des Menschen gleichzustellende Gebilde am Übergangsrande nachweisen.

Auch am äufseren Blatte der Retina macht sich der Übergang der Pars optica (Fig. 369*b*) in die Pars ciliaris retinae (Fig. 369*d*) bemerkbar. Nach Metzner ([180]) ist die Grenze eine sehr schroffe. Er fand beim Hunde, dafs die im Bereiche der Pars optica im Pigmentepithel sich findenden bekannten kristalloiden Pigmentstäbchen scharf mit derselben aufhören, und dafs die erste Zelle der Pars ciliaris mit runden Pigmentkörnchen angefüllt ist.

Die Ora der Vögel bildet ebenfalls keine Zacken. Der Abfall des vielschichtigen Innenblattes der Pars optica der Taubenretina erfolgt ziemlich rasch; nur im oberen Quadranten findet sich ein allmählicher Übergang.

Die Papilla optica.

Die Sehnerveneintrittsstelle ist einem Loche in der Retina zu vergleichen, durch das die am meisten nach innen gelegenen Nervenfasern der Sehhaut nach aufsen in den Stamm des Nervus opticus eintreten. Es müssen also am Rande dieser Durchtrittsstelle alle anderen Schichten der Retina aufhören (vergl. hierzu Fig. 381). Dieses gedachte Loch in den Retinaschichten besitzt eine trichterförmige Gestalt derart, dafs dasselbe innen weiter ist als aufsen, d. h. dafs die Stäbchen- und Zapfenschicht bezw. das Pigmentepithel weiter nach dem Zentrum der Papille vordringt als die innen liegende Ganglienzellschicht. Es sind also von innen nach aufsen die Schichten der Retina (mit Ausnahme der Nervenfaserschicht) schräg zur Papillenmitte abgeschnitten. Von dieser Regel macht nur ein Teil der Papillennachbarschaft eine Ausnahme. Man erinnere sich, dafs zu einer gewissen Zeit die fötale Augenspalte am Augenbecher von den Randpartien bis zur Insertion des Augenbecherstieles sich hinzieht, und dafs dort die äufsere in die innere Lamelle der Retina umbiegt. Dieses Verhalten findet sich auch nach Verschlufs der Spalte noch ausgeprägt. Während also im allgemeinen die Schichten der Retina nach der Papille hin sich verjüngen und zu einem scharfen Rande auslaufen, enden am temporalen und ventralen Rande der Papille die Schichten abgerundet, und man kann eventuell (so beim Hunde) sogar einen bogenartigen Übergang der Zellen der Pigmentlamelle in die der Körnerschichten erkennen. Dieser Übergangsteil am Scheitel ist beim Menschen nach Schwalbe ([252]) und Kuhnt ([155]) in ein spongiöses Gewebe, das sog. intermediäre Gewebe umgewandelt, über welches die Nervenfasern hinwegziehen, ohne mit demselben in Verbindung zu treten.

Dieses Gewebe ist nach Hoffmann ([120]) besonders deutlich beim Schweine, auch bei Wiederkäuern und dem Pferde zu finden. Auch anderweitige Veränderungen sind in dieser Gegend an den Schichten der Sehhaut zu konstatieren. Es vermengen sich nach dem Papillenrande hin die Ganglienzellen mit den inneren Körnern, und an Stelle der Stäbchen und Zapfen treten eigenartige Zylinderzellen, die nur wenig Ähnlichkeit mit Stäbchen und Zapfen aufweisen; das Pigmentepithel ist stets pigmentarm an dieser Stelle.

Die Form der Papille ist beim Pferde queroval mit oft eingezogenem unteren Rande; die Papille des Rindes, des Schafes und Schweines ist ebenfalls queroval, die der Katze rund, die der Ziege unregelmäfsig rund und die des Hundes unregelmäfsig dreieckig mit abgestumpften Ecken (Westrum [292]) oder rund (Bayer [20]). Etwa im

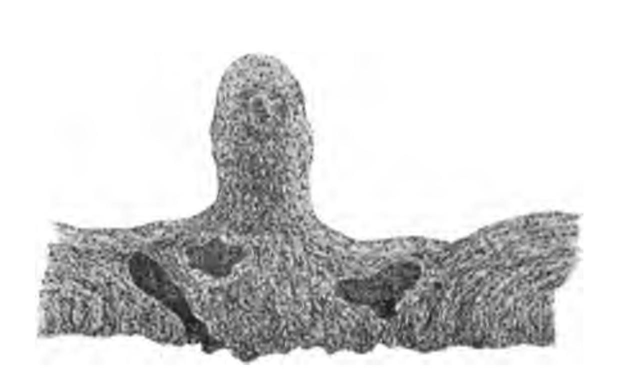


Fig. 370. Processus hyaloideus an der Papilla optica der Ziege nach Zürn. Sublimat-Eisessig, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. 46fache Vergr. Einzelne Gefäfse sind mitgetroffen.

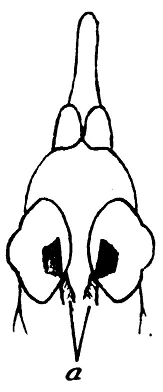


Fig. 371. Frontalschnitt durch einen Taubenkopf zur Demonstration der Lage des Pecten im Auge. Etwas verkleinert. *a* Nervus opticus.

Zentrum der Papille findet sich nach Hoffmann ([120]) bei jedem Säugetier eine mehr oder weniger grofse physiologische Exkavation, welche bei den Raubtieren der des Menschen am nächsten kommt, da dieselbe ein rundliches Grübchen in der Mitte der Papille darstellt. Bei den Wiederkäuern (Fig. 381 *b*) und dem Schweine stellt sie eine flache Schale dar, und die des Pferdes ist eine nur ganz seichte Ausbuchtung. Als Rest des Canalis hyaloideus bezw. der Art. hyaloidea findet sich bei den Wiederkäuern mitten auf der Papilla optica ein spornartiger Fortsatz, Conus oder Processus hyaloideus, der die Länge von einigen Millimetern erreichen kann. H. Müller ([195]) und Leber ([161]) fanden ihn zuerst beim Rinde und Pferde, Hoffmann ([120]) auch bei Schaf und Ziege. Nach Zürn ([304]) kommt er bei Rindern in 25—30 % der untersuchten Augen, bei Schafen und Ziegen in 15—20 % der Fälle vor. Er besteht in der Hauptsache aus Gliazellen, die an der Papille so zahlreich vorkommen, und ist infolgedessen sehr kernreich (Fig. 370). Auch feine Blutgefäfsdurchschnitte sind in ihm wahrzunehmen, während er frei von Nerven ist. Die Fasern des Opticus ziehen nach beiden Seiten im Bogen unter der Basis des zapfenartigen Gebildes hinweg in die Retina hinein.

Ganz anders verhält sich die Sehnerveneintrittsstelle beim Vogel. Der sehr kurze Nervus opticus (vergl. Fig. 371 *a*) tritt im temporalen (hinteren) ventralen (unteren) Quadranten an den Bulbus heran, durchbohrt die Augenhäute, verläuft aber während der Abgabe von Nervenfasern an die Retina in der Richtung seiner Längsachse ein Stück dem Bulbus entlang, so daſs die Durchtrittsstelle durch die Augenhäute schlitzförmig langgezogen erscheint. Genau dieser Durchtrittsstelle entspricht an der inneren Oberfläche der Retina eine eigenartige, pigment- und blutgefäſsreiche, blattartige, gefaltete Wucherung, das Pecten, der Kamm oder (nach der Form besser) der Fächer. Die Form dieses Gebildes ist bei der Taube und dem Huhne etwa die eines Trapezes (vergl. Fig. 371), dessen längere parallele Seite die Basis darstellt. Die Höhe hält sich unter der Breite der Bildung. Die Basis des Fächers verläuft von dem am meisten nach hinten (temporal) gelegenen Punkte aus ventral, der Wölbung des Bulbus entsprechend etwas lateral und oral (ab-, aus- und schnabelwärts), und zwar beim Huhne steiler abwärts als bei der Taube. Das Pecten ragt weit in den Glaskörper hinein, erreicht aber in der Regel die Linse nicht. Nach H. Virchow ([285]) besteht es aus einer Anzahl von Blättern, die mit ihren senkrechten Kanten abwechselnd verwachsen sind; deshalb ist auch die Bezeichnung Fächer die beste. Andere vergleichen die Biegungen des blattartigen Gebildes treffend mit denen eines Wellbleches. Verschiedene Autoren (Wittich [295], Leuckart [164] u. a.) betrachten den Fächer als eine Wucherung der Chorioidea, wofür der Reichtum an Blutgefäſsen und Pigment spricht. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschlieſsen, denn ich sehe wie Mihalkovics ([139]) und Gegenbaur ([85]) nirgends eine Verbindung des Pecten mit dem Gewebe der Chorioidea. Der Fächer sitzt der Retina, d. h. der Schicht der eintretenden Sehnervenfasern, dicht auf und ist schon makroskopisch deutlich vom braunen Augenhintergrunde durch eine farblose Basallinie getrennt. Sein bindegewebiges Stützgerüst ist die direkte Fortsetzung des Gerüstwerkes des Sehnerven, und ebenso sind die Blutgefäſse Äste der Gefäſse des Sehnervenkopfes und seiner Scheiden, hängen aber nicht mit Chorioidealgefäſsen zusammen (Mihalkovics). Das Pigment des Pecten läſst sich überdies nicht mit dem Chorioidealpigment vergleichen, ganz abgesehen davon, daſs die Chorioidea nach dem Sehnerven hin allmählich sich verjüngt und ziemlich deutlich am Rande desselben endet, ohne an die Lamina cribrosa, wenn man von einer solchen sprechen will, irgend welche Bestandteile abzugeben. Mihalkovics hat nachgewiesen, daſs das Pecten zunächst eine blattartige Wucherung des um den Augenbecher gelagerten Mesenchyms darstellt und demgemäſs mit ihm zusammenhängt. Nach Bernds Untersuchungen*) legt sich dann vom Umschlagsrande der fötalen Augenspalte aus jederseits ein wucherndes Retinalblatt dem Mesenchymkeil auf, dieses wächst über ihm zusammen und umhüllt so den Keil vollständig. Später dringen von der Retina her die Nervenfasern in den Augenbecherstiel ein und trennen den in den Glaskörperraum vorragenden embryonalen Kamm vollständig ab, und nun stellt der Fächer einen Anhang der Retina dar, der nirgends mit der Chorioidea mehr in Zusammenhang steht und aus Ectoderm- und Mesodermzellen sich aufbaut.

Was den feineren Aufbau des Pecten anlangt, so bilden die reich verzweigten, weiten Blutgefäſse, die von etwas Bindegewebe begleitet sind, einen wesentlichen Bestandteil des blätterigen Organes. Zwischen den mit Erythrocyten erfüllten Gefäſsen finden sich neben Pigmenthäufchen kleine Zellen, so daſs das ganze Organ im Schnitte einem Konglomerat von kernhaltigen Zellen gleicht. Die fraglichen Zellen erreichen nur einen Durchmesser von 5—10 μ, besitzen einen ziemlich durchsichtigen Zelleib und einen chromatinarmen, länglichovalen

*) Bernd, Entwicklung des Pecten. In.-Dissertat. Bonn 1905.

bis runden Kern mit 1—2 deutlichen Kernkörperchen. Die Zellen sind wenig gut abgegrenzt, nicht aber mit den die Kapillaren auskleidenden Endothelzellen zu identifizieren und scheinen in einer gleichartigen, vielleicht gallertigen Grundmasse zu liegen. Diese Masse beschreibt schon Mihalkovics, aber als allein mit dem obenerwähnten Pigment zwischen den kapillaren Gefäfsen vorkommend. Die braunen Körnchen sitzen demnach entgegen den Verhältnissen bei der Chorioidea, bei der das Pigment in mehr oder weniger gleichmäfsiger Verteilung an Zellen gebunden ist, scheinbar frei in einer Zwischenmasse zu länglichen Häufchen angeordnet, die sich ihrerseits besonders entlang der Blutgefäfse ansammeln und so dem Organe bei entsprechender Schnittrichtung ein streifiges Aussehen verleihen. Kefsler ([186]) will jedoch die Körnchen in Zellen gesehen haben, denen er eine grofse Vergänglichkeit zuschreibt. Diese können mit den von mir gefundenen Zellen nicht identisch sein, da diese sich leicht gut darstellen lassen und Pigment nicht enthalten. Eine vermittelnde Stellung nimmt Beauregard ([28]) ein, der die Pigmentmassen bei einigen Vögeln in amorpher Zwischenmasse, bei anderen inter- und intrazellulär fand. Die Pigmenthäufchen, die ich bei der Taube scheinbar meist in der Zwischenmasse fand, die aber sicher zum Teil auch an Zellen gebunden sind, bestehen aus einer verschiedenen Anzahl von ungleichgrofsen Pigmentkörnchen, die alle kugelig geformt, aber in der Hauptsache wesentlich gröfser als die Chorioidealkörnchen sind. Die Morphologie des Pigmentes einerseits im Pecten, anderseits in der Chorioidea schliefst also eine Wesensgleichheit beider Pigmentationen aus.

Die Blätter des Pecten enthalten aber aufserdem auch geringe Mengen von bindegewebigen Elementen, die schon Carrière ([41]) fand, und die von dem Septensystem des Opticus direkt abstammen. Die unebene Oberfläche des Pecten ist von einer zarten Hülle umgeben, die auch Mihalkovics und Kefsler beschreiben. Sie erscheint an Säurefuchsin-Pikrinsäurepräparaten rot und hängt mit der Membrana limitans interna der Retina zusammen, als deren direkte Fortsetzung sie erscheint.

Die Blutgefäfse der Retina.

Die Retina wird bei allen Haussäugetieren durch die Zentralgefäfse des Nervus opticus, die Arteria und Vena centralis nervi optici (Fig. 415 *e*, *e'*) und durch Äste von hinteren Ciliargefäfsen mit Blut versorgt. Die Art. centralis retinae der Säuger entspringt nach Langenbacher ([159]) entweder direkt aus der Art. ophthalmica externa oder seltener aus einer Ciliararterie. Hans Virchow ([284]) dagegen sieht sie bei den Fleischfressern als einen Ast der Art. ophthalmica interna an, während Staiger ([258]) und Stockmayer ([262]) die Ansicht Langenbachers teilen; andere Autoren schweigen über diesen Punkt. Die Zentralgefäfse treten in einer geringen Entfernung vom Bulbus (2 mm beim Hunde, Langenbacher; bei anderen Tieren näher am Bulbus) mehr oder weniger von unten her in den Stamm des Sehnerven ein und verlaufen annähernd in dessen Achse gelegen bis zur Papille. Schon ehe die zur Art. und Vena centralis retinae gewordenen Gefäfse an die innere Oberfläche der Papille gelangen, teilen sie sich in ihre Hauptstämme, die in die Nervenfaserschicht der Retina sich einsenken (Fig. 415 *x*) und dort sich weiter verzweigen. Je nach der Reichhaltigkeit und der Ausbreitung der Blutgefäfse in der Retina unterscheidet Leber ([163]) 4 Typen: 1. Holangische Netzhäute, die in ganzer Ausdehnung vascularisiert sind (Primaten, Caniden, Ruminantier und Omnivoren usw.). 2. merangische

Netzhäute, bei denen nur ein Teil der Netzhaut — aber ein beträchtlicher — Gefäfse besitzt (Kaninchen usw.). 3. paurangische Netzhäute, bei denen nur im Bereiche der Papille oder noch in deren direkter Nachbarschaft Gefäfse sichtbar sind (Pferd usw.), und 4. anangische Netzhäute, bei denen ophthalmoskopisch sogar die Papille gefäfsfrei sein kann (Rhinoceros, Vögel usw.). Bei ihrem Durchtritt durch die Lamina cribrosa und schon vorher erhalten die Zentralgefäfse von der Sclera und Chorioidea, von den Aa. und Vv. ciliares posteriores breves her Verbindungen; es sind das die sog. cilioretinalen Äste (Fig. 415 *k*, *k'*), die das Ciliargefäfssystem mit dem Netzhautgefäfssystem verbinden. Die arteriellen Äste entspringen aus dem Circulus arteriosus nervi optici, der von den Aa. ciliares posteriores breves (Fig. 415 *a*) gespeist wird. Das weitere Verhalten der zentralen Arterie und Vene des Opticus ist ein gleichartiges; ich schildere deshalb nur die Verzweigung der Arterie. Das Prinzip der Teilung ist folgendes: Bevor die Zentralarterie an die Oberfläche der Papille stöfst, teilt sie sich, wie schon oben angedeutet wurde, in 2 Äste, in eine Art. papillaris dorsalis (sup.) und ventralis (inf.) für die Retina der dorsalen und der ventralen Bulbushälfte. Jeder dieser Äste spaltet sich dann in einen nasal und einen temporal auf- bezw. ab-

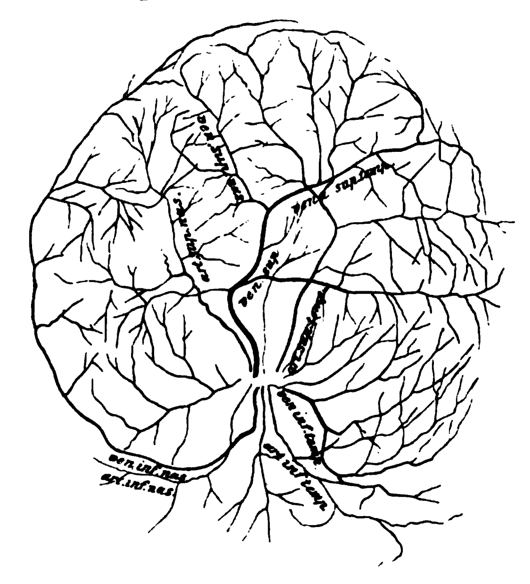


Fig. 372. Das Netzhautgefäfssystem des Schweines nach Bruns. 2fache Vergr.
Die oberen Venen haben einen gemeinsamen Stamm.

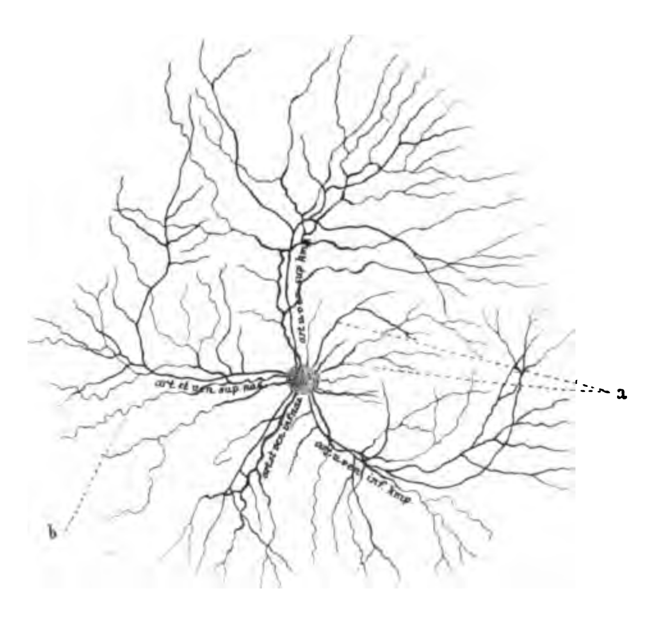


Fig. 373. Das Netzhautgefäfssystem der Katze nach Bruns. 2fache Vergr.
Die oberen und unteren Arterien und die Venen treten gesondert am Rande der Papille hervor.
a Kleine Arterien, die zur Area hinziehen (?). *b* Spiralig gewundene Arterie.

steigenden Zweig, die Art. papillaris dorsalis (ventr.) nasalis und temporalis. Entweder erfolgt diese eben erwähnte Teilung so nahe der Oberfläche, daſs sie ophthalmoskopisch wahrnehmbar ist, oder sie geht schon in der Tiefe vonstatten, so daſs von vornherein der nasale und temporale Ast getrennt an der Papille aus der Tiefe hervortreten (Fig. 372 und 373). In dieser Richtung sind also Variationen bei den Tieren möglich, auch können der temporale und nasale obere oder untere Ast eine Strecke von der Papille entfernt aus gemeinsamem Stamme entspringen (Fig. 374). Von diesen Blutgefäſsen ist die Retina bei den meisten Tieren in ihrer ganzen Ausbreitung von der Papille bis zur Ora durchzogen. Das Nähere s. bei Langenbacher ([159]) und Bruns ([36]). Ein anderes Bild zeigt die Retina und Papille vom Pferde. Die Vascularisation der Sehhaut ist zunächst nur auf einen kleinen, um die Papille gelegenen Teil beschränkt (Fig. 415 *y*). Dieser blutgefäſshaltige Bezirk stellt ein Oval dar, das vom Rande der Papille aus in der Breite 6 mm, in der Höhe 4 mm miſst und am unteren Rande eingezogen erscheint (Fig. 375 *b*). Die weitaus gröſsere Peripherie ist blutgefäſsfrei. Anderseits treten an der Papille nicht wenige gröſsere Stämme der Retinagefäſse hervor, sondern man sieht, wie von der Peripherie der Sehnervenscheibe etwa je 30-40 feinste, radiär ausstrahlende Arterien und

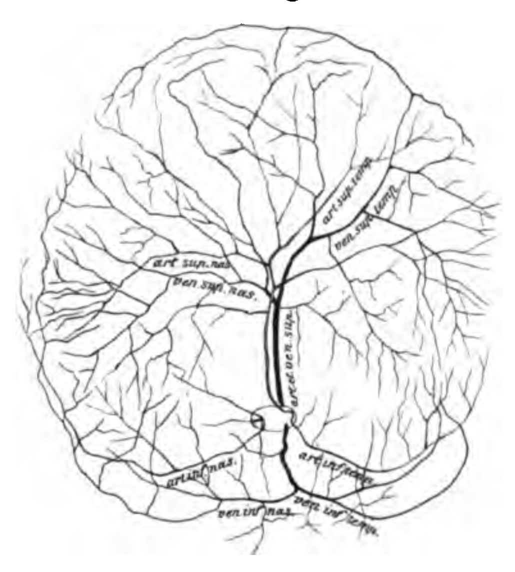


Fig. 374. Das Netzhautgefäſssystem des Schafes nach Bruns. 2fache Vergr.
Die Arteria und Vena papillaris dorsalis nasalis und temporalis entspringen aus einem gemeinsamen langen Stamme, ebenso die Vena pap. ventr. nas. und temp., während die unteren Arterien getrennt an der Papille in das Gesichtsfeld eintreten.

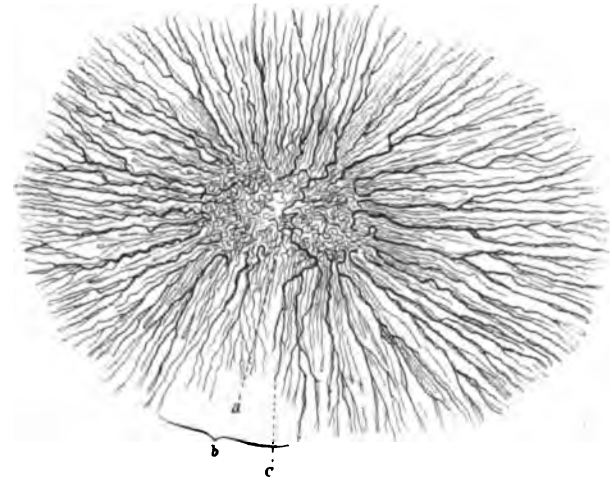


Fig. 375. Das Netzhautgefäſssystem des Pferdes nach Bruns. 4fache Vergr.
Nur ein kleiner, um die Papille gelegener Bezirk der Retina ist vascularisiert. Es existieren nicht groſse Stämme in geringer Anzahl, sondern viele feine Gefäſse, die in die Retina einstrahlen. *a* Anastomose zwischen 2 Hauptstämmchen. *b* Keilförmiger Ausschnitt am unteren Rande der Papille mit *c* dessen Gefäſsen.

Venen (Bruns) in die Retina hineinziehen, die durch quer über die Papille hinlaufende Anastomosen miteinander verbunden sein können (Fig. 375 *a*), im übrigen peripher sich bald in ihre Endzweige auflösen. Dieses eigenartige Verhalten der Blutgefäfse kommt daher, dafs beim Pferde die Arteria und Vena centralis schon vor dem Herantritt an die eigentliche Papille sich in die genannte Anzahl fast gleich starker Ästchen auflösen und nach der Oberfläche hin divergieren (vergl. Fig. 415), so dafs sie nicht im Zentrum, sondern am Rande der Papille hervortreten und dort erst ophthalmoskopisch wahrnehmbar werden. Auch bei der Katze treten die Äste der Zentralgefäfse an der Peripherie der Papille aus der Tiefe hervor (van Trigt [276], Langenbacher [159], O. Schultze [249], Bayer [21], Johnson [126]), was zu der irrigen Annahme geführt hat, dafs der Katze die Art. centralis retinae fehle (Martin [173] und Ellenberger-Baum [66]). Auch für das Pferd wird das Vorhandensein einer Arteria centralis retinae verneint (Bach [18]). Jedoch hat Langenbacher ([159]) nachgewiesen, dafs dieses Verhalten nur die Ausnahme bildet, dafs vielmehr in der Regel solche Gefäfse zugegen sind.

Nach Hoffmann ([120]) sind beim Hunde, den Wiederkäuern und dem Schweine die cilioretinalen Äste für die Retina verschieden stark ausgebildet, und zwar stehen diese zur Entwicklung der Zentralgefäfse in Wechselbeziehungen, so dafs bei starker Ausbildung der Anastomosen von den Ciliargefäfsen die Zentralgefäfse schwächer werden und umgekehrt. Dann kann man das Verhalten bei der Katze (O. Schultze) und auch beim Pferde (Bach) als höchste einseitig erfolgte Ausbildung der cilioretinalen Gefäfse auffassen, wobei die Zentralgefäfse völlig verschwinden können. Alle diese Untersuchungen sind in neuester Zeit von Staiger ([258]), Mildenberger ([190]) und Stockmayer ([262]) im wesentlichen bestätigt worden. Aus diesen Arbeiten geht hervor, dafs bei den Paarzehern die Ernährung der Retina in der Hauptsache durch die Zentralgefäfse des Sehnerven, daneben aber durch cilioretinale Äste besorgt wird, die bei der Ziege verhältnismäfsig stark entwickelt sind. Beim Hunde, der Katze und dem Pferde sind die Zentralgefäfse schwächer als die genannten Verbindungszweige, so dafs diese die Hauptgefäfse der Papille darstellen, während jene stark zurücktreten und eventuell auch gänzlich fehlen können.

Die rudimentären Gefäfsstämmchen des Processus hyaloideus stammen natürlich aus den in die Retina hineinziehenden Ästen an der Papille.

Ein ähnliches Verhalten ist auch bei den Vögeln am Pecten zu konstatieren. Dessen Gefäfse entspringen aus den im Sehnervenkopfe oder dessen Scheiden liegenden Ästen, die mit dem Ciliargefäfssystem in Zusammenhang stehen. Mihalkovics ([189]) sah an der Basis des Kammes ein stärkeres Gefäfs liegen, das Leber ([168]) mit der Arteria hyaloidea der Säuger gleichstellt, das bei Vögeln aber in der embryonalen Entwicklung niemals weit in den Glaskörper vorragt, sondern den Augenwandungen benachbart bleibt. Von diesem Gefäfse ziehen gröfsere gestreckte Stämme in das Pecten hinein, an dessen freiem Rande sie sich wieder vereinigen. Die zahlreichen feineren, an der Basis eintretenden Ästchen kommen direkt aus Septalgefäfsen des Opticus.

Was die feineren Verhältnisse der Verzweigung der Blutgefäfse in der Retina anlangt, so hat Bruns ([86]) dieselben bei Tieren etwa

wie folgt gefunden. Als erste Regel gilt wie beim Menschen, dafs alle gröfseren Gefäfsstämme in der Nervenfaserschicht verlaufen, dicht unter der Membrana limitans interna liegen und diese häufig nach innen vorwölben. Nur die Katze macht insofern eine Ausnahme, als bei dieser die Hauptstämme dicht an der Ganglienzellschicht liegen. Die Hauptäste gehen nach verschieden langem Verlauf (je nach Stärke) und nach verschieden reichlicher Verästelung als Aa. afferentes (Hesse[117] und His[118]) in weitmaschige arterielle Kapillaren über, die die gesamte Nervenfaserschicht durchsetzen. Von diesem System senken sich abführende Kapillaren in ein tiefer (d. h. mehr nach aufsen) gelegenes venöses Kapillarnetz ein, welches zu beiden Seiten der inneren Körner, also in der inneren und äufseren plexiformen Schicht, seine Lage hat. Aus diesem venösen Kapillarsystem sammeln sich einzelne Stämme, Venae efferentes, welche durch die innere plexiforme Schicht zur Ganglienzellschicht hinziehen, um dort sich zu gröfseren Venen zu sammeln, die in die Nervenfaserschicht eintreten, dort wiederum oberflächlich verlaufen und sich in ihrer Verästelung wie die Arterien verhalten. In der Gegend der Ora serrata — denn bis dahin reichen die Gefäfse bei allen Haustieren mit Ausnahme des Pferdes — bilden viele Venen gröfsere Bögen, die einen mehr oder weniger grofsen Teil der Peripherie umziehen, um dann erst radiär einzubiegen (cf. Fig. 372 und 374), die niemals aber bei den Tieren mit benachbarten Bögen anastomosieren, also nie einen geschlossenen Circulus venosus retinae anterior herstellen. Von dem Geschilderten weicht — wie gesagt — wiederum das Pferd ab, dessen radiäre Gefäfschen sich peripher in feine Endästchen auflösen, die dann ohne Vermittelung von Kapillaren schleifenförmig in Venen übergehen (cf. Fig. 375). Diese Gefäfse liegen nur und allein in der Nervenfaserschicht, so dafs alle tieferliegenden Teile selbst in dem beschränkten vascularisierten Bezirke (s. oben) wie die diesem peripher sich anschliefsenden Retinaabschnitte gänzlich blutgefäfsfrei sind. Nur im Bereiche der Papille kommt es zur Bildung von Kapillarschlingen (Fig. 415 *y*). Aus dieser Schilderung geht also hervor, dafs in jedem Falle nur ein Teil der Schichten der Retina, und zwar die inneren Lagen, von den eigenen Blutgefäfsen ernährt werden (Nervenfaserschicht bis äufsere plexiforme Schicht; beim Pferde nur die Nervenfaserschicht eines kleinen Teiles der Retina). Die Schichten der Neuroepithelien (äufsere Körner und Stäbchen und Zapfen) und das Pigmentepithel sind völlig frei von Gefäfsen. Diese Teile der Retina und sämtliche blutgefäfsfreie Teile der Pferdenetzhaut werden von dem engen Kapillarnetz der Choriocapillaris aus durch Osmose ernährt. Deshalb ist es erklärlich, dafs an der Ora serrata, wo Retina und Pigmentepithel ihre Grenze finden, mit diesen Schichten auch die Choriocapillaris endet.

Die Retina der Vögel entbehrt der Blutgefäfse völlig; sie gehört also zu den anangischen Netzhäuten Lebers ([168]). Nur das Pecten besitzt deren eine grofse Menge; diese stammen aber nicht von Zentralgefäfsen des Opticus ab, da solche fehlen (H. Müller[198], Lieberkühn[165], Mihalkovics[189] u. a.). (Näheres s. S. 497.)

Verbindung der nervösen Zellen in der Retina.

Die Untersuchungen Ramon y Cajals ([38]) haben gelehrt, dafs in der Retina zwei verschiedene Leitungsbahnen sich finden, eine direkte und eine indirekte.

Die direkte, quere Leitung (Fig. 376) erfolgt durch drei übereinandergeschichtete Neurone, deren Kerne zu je einer zusammenhängenden Lage in der Retina zusammentreten. Die Kerne des 1. Neurons bilden die äufsere Körnerschicht (*B*), die des 2. liegen in der inneren Körnerschicht (*E*) und die des 3. Neurons in der Schicht der Ganglienzellen (*G*). Das 1. Neuron wird durch die Stäbchen- und Zapfenzellen, das 2. durch die Bipolaren und das 3. durch die Zellen des Ganglion nervi optici gebildet. Die einzelnen Neurone treten in den zwischen den Kernlagen sich findenden plexiformen Schichten miteinander in Verbindung; dort verzweigen sich die Fortsätze der einzelnen Zellen, sie bilden Plexus und treten mit Verzweigungen der Elemente aus der benachbarten Schicht in Kontakt. Die lichtempfindlichen Elemente sind die Stäbchen- und Zapfenzellen, die in enger Beziehung zu den Pigmentepithelzellen des äufseren Blattes der Retina stehen. Die Stäbchenzellen (*a*, *d*) enden in der äufseren plexiformen Schicht (*C*) mit einem Endknöpfchen, die Zapfenzellen (*b*, *c*) dagegen mit einer horizontalen, faserigen Endausbreitung. Bestimmte Bipolare, deren äufsere Endbüschel aus senkrecht aufsteigenden Fäden bestehen, verbinden sich mit den Stäbchenzellen (*x*), andere, die horizontal sich ausbreitende Endbüschel besitzen, mit den Zapfenzellen (*z*). An der äufseren Oberfläche der plexiformen Schicht findet also ein Überspringen der Reizung vom 1. Neuron auf das 2. statt. Auch der absteigende Fortsatz verhält sich bei Stäbchen- und Zapfenbipolaren verschieden. Während die fragliche Endausbreitung der Stäbchenbipolaren

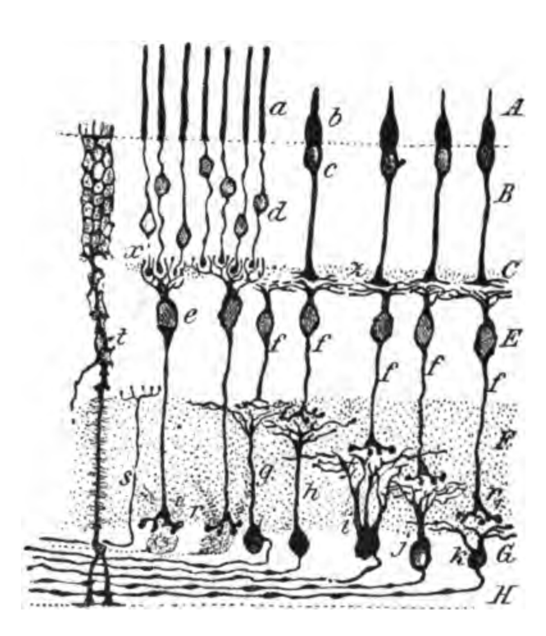


Fig. 376. Schema des Baues der Retina nach Cajal. Gebilde der direkten Nervenleitung.
A Schicht der Stäbchen und Zapfen. *B* Äufsere Körnerschicht; zwischen beiden die gestrichelte Membrana lim. ext. *C* Äufsere plexiforme Schicht. *E* Innere Körnerschicht. *F* Innere plexiforme Schicht. *G* Ganglienzellschicht. *H* Nervenfaserschicht, die von der gestrichelten Membr. lim. int. überzogen wird. *a* Stäbchen. *b* Zapfen. *d* Stäbchenkörner. *c* Zapfenkörner. *e* Bipolare für Stäbchen. *f* Bipolare für Zapfen. *r* Untere (innere) Verzweigung der Stäbchenbipolaren. r_1 Untere (innere) Verzweigung der Zapfenbipolaren.
g, *h*, *i*, *j*, *k* Ganglienzellen, deren Verzweigungen in verschiedenen Schichten der inneren plexiformen Schicht liegen. *x* Kontakt zwischen den Stäbchen- und den für diese bestimmten bipolaren Ganglienzellen. *z* Kontakt zwischen den Zapfen- und den für diese bestimmten bipolaren Ganglienzellen. *s* Zentrifugale Opticusfaser. *t* Müllersche Stützfaser.

aus nur wenigen knorrigen Ästen besteht (r), die sich an den Protoplasmaleib der Ganglienzellen des Opticusganglions anschmiegen, zerfallen die absteigenden Fortsätze der Zapfenbipolaren schon in der inneren plexiformen Schicht (F) in reich entwickelte Endplexus (r_1), die in verschiedener Höhe liegen und 5 einzelne Unterschichten bilden. Mit diesen Endverzweigungen treten ebenfalls schichtenbildende Plexus der aufsteigenden Dendriten der Opticusganglienzellen (g, h, i, j, k) in Kontakt. Während also die Überleitung der Reizung des 2. Neurons zum 3. bei den Stäbchenbipolaren in der Ganglienzellschicht selbst erfolgt, findet diese an den Zapfenbipolaren schon in den einzelnen Unterschichten der inneren plexiformen Schicht statt. Von den Ganglienzellen wird die Reizung durch deren Neuriten, die die Nervenfaserschicht der Retina (H)

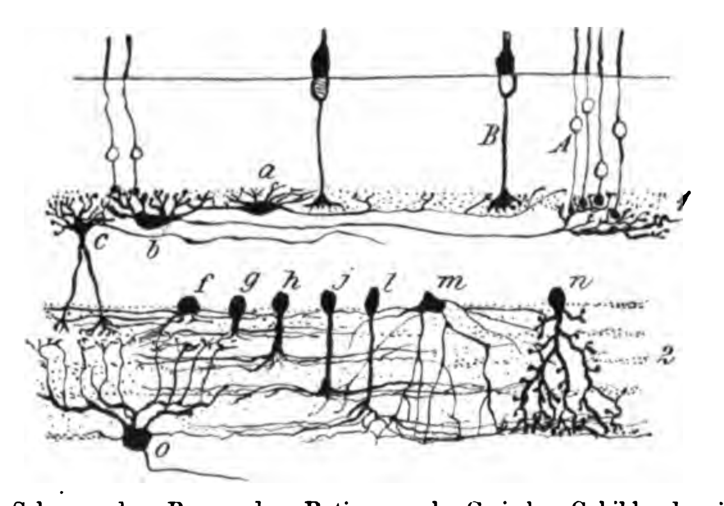


Fig. 377. Schema des Baues der Retina nach Cajal. Gebilde der indirekten Nervenleitung.
A Stäbchenzellen. *B* Zapfenzellen. *a* Äufsere oder kleine Horizontalzelle. *b* Innere oder grofse Horizontalzelle. *c* Innere Horizontalzelle mit absteigenden Protoplasmaästen. *f, g, h, j, l* Amakrine Zellen, die sich in verschiedenen Schichten der inneren plexiformen Schicht verzweigen (schichtenbildende Amakrine). *m, n* diffuse Amakrine. *o* Opticusganglienzelle, die sich in der 2. Unterschicht verästelt. *1* Äufsere plexiforme Schicht. *2* Innere plexiforme Schicht.

bilden und in den Stamm des Opticus eintreten, zum Gehirn geleitet. Die Leitung der Reizung, die beispielsweise von einer Stäbchenzelle ausgeht, wird aber nicht etwa gänzlich isoliert zum Gehirn übertragen, sondern es findet, wie Greeff ([89]), dessen Schilderungen ich folge, sagt, eine Konzentration der Sinneseindrücke statt. Es sind nämlich bedeutend mehr Stäbchen- und Zapfenzellen vorhanden als Bipolare und mehr Bipolare als Opticusganglienzellen, wie ein Blick auf ein einfach gefärbtes Präparat ohne weiteres lehrt. Eine Ausnahme hiervon macht nur die Fovea centralis des Menschen, in der zu jeder Zapfenzelle eine Bipolarzelle und zu jeder Bipolaren eine Ganglienzelle gehört. Ähnliche Verhältnisse herrschen in der Area centralis bei den Tieren, und vermutlich besteht in dem stäbchenfreien Gebiet der Area einzelner Hunderassen die gröfste Annäherung an die Verhältnisse der menschlichen Fovea.

Die indirekte Leitung (Fig. 377) wird durch horizontale Verbindungen zwischen Zellen in den einzelnen Schichten bewerkstelligt, durch die Elemente der Längsverbindungen oder Associationen. Man hat nachgewiesen, dafs mit der Höhe der Organisation eines Tieres in bezug auf das Sehen auch die Associationen in der Retina zahlreicher werden. Da mit dem Vordringen in die inneren Schichten die Sinneseindrücke sich konzentrieren, so werden auch die Associationen am weitgehendsten wirken, welche am tiefsten zwischen den Netzhautelementen gelegen sind.

Zunächst kommen für Associationen die an der äufseren Oberfläche der inneren Körnerschicht liegenden Horizontalzellen (*a*, *b*, *c*) in Betracht. Diese Zellen (*b*) senden ihre Protoplasmafortsätze zu einer Gruppe von Stäbchen- und Zapfenzellen und verbinden diese mit einer anderen Gruppe der Neuroepithelien dadurch, dafs ihr Achsenzylinderfortsatz mehr oder weniger weit vom Zelleib sich in sein Endgeflecht auflöst, das sich wie das der Dendriten verhält. Einzelne dieser Zellen (*c*) entsenden aber noch einen absteigenden Fortsatz, der in der inneren plexiformen Schicht sein Endgeflecht besitzt. Auch unter den tieferliegenden Amakrinen gibt es solche mit Fortsätzen, die in der Querrichtung verlaufen, die oben beschriebenen Associationsamakrine (Fig. 378 *b*). Diese Spongioblasten haben einen kurzen, breiten Fortsatz, der an der inneren Oberfläche der inneren Körnerschicht (Fig. 378 *1*) aus dem Zelleib hervortritt und sich in einige stummelförmige Sprossen, Protoplasmafortsätze, teilt. Neben diesen Ästen tritt aber noch ein Achsenzylinder hervor, der in horizontaler Richtung an der äufseren Oberfläche der inneren plexiformen Schicht (Fig. 378 *2*) entlang zieht und um die absteigenden Fortsätze mehr oder weniger weit entfernter Amakrine (Fig. 378 *c*) den Endplexus bildet. Durch dieses Verhalten werden also Verbindungen zwischen entfernt liegenden Amakrinen hergestellt. Aufserdem aber sind diese Associationsamakrine Zellen, um welche die Endbüschel der zentrifugalen Opticusfasern (s. S. 483; Fig. 378 *a*) sich schlingen; es wird also hier ein Reflexbogen sich schliefsen, denn alle übrigen Amakrine besitzen je einen absteigenden Fortsatz, der in der inneren plexiformen Schicht diffus oder in den bekannten Unterschichten zu dem Endplexus sich auflöst und dort mit den dendritischen Verzweigungen der Opticusganglienzellen (Fig. 378 *d*) in Kontakt tritt, von denen aus die Opticusfasern (Fig. 378 *e*) zum Gehirn ziehen. Dieser

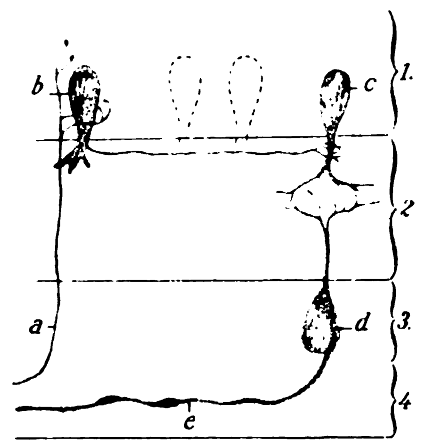


Fig. 378. Innerer Reflexring der Retina nach Greeff.
1 Innere Körnerschicht. *2* Innere plexiforme Schicht. *3* Ganglienzellschicht. *4* Nervenfaserschicht mit Membrana limitans interna. *a* Zentrifugale Opticusfaser mit Endverzweigungen um *b*, eine Associationsamakrine, die ihren Achsenzylinderfortsatz zu *c*, einer schichtenbildenden Amakrine, sendet. Diese tritt in Verbindung mit den Endzweigen von *d*, einer schichtenbildenden Ganglienzelle, von der aus *e*, der zentripetale Neurit, zum Gehirn führt.

Bogen soll nach Greeff ([89]) für den Pupillarreflex von Bedeutung sein. In 3. Linie kommen für Associationen die von Greeff ([88]) und Dogiel ([52]) beschriebenen Zwillingsganglienzellen des Opticusganglions in Betracht, die einen mehr oder weniger starken Protoplasmafortsatz als Verbindungsglied zwischen sich haben.

II. Der Sehnerv, Nervus opticus.

Im innigsten Zusammenhange mit der Retina steht der Sehnerv (cf. Fig. 327 *g*), welche beide sich aus einer einheitlichen Anlage entwickeln als peripher vorgelagerte Teile des Zwischenhirns (Ophthalmencephalon, Schwalbe). Deshalb ist der Sehnerv auch bis zum Bulbus hin wie das Gehirn von den Gehirnhäuten umhüllt; man unterscheidet demgemäfs am Sehnervenstamme eine Pial-, eine Arachnoideal- und eine Duralscheide, die ebenfalls durch den subarachnoidealen und subduralen Lymphraum (Key und Retzius [187]) voneinander geschieden sind. Am Sehnerven unterscheidet man einen intracraniellen und einen intraorbitalen Teil. Wir befassen uns hier nur mit dem letzteren; der intracranielle wird nur, wenn nötig, berührt werden. Vom intraorbitalen Teil, der, vom Augenhöhlenfett (Fig. 379 *F*) und den Musculi retractores bulbi umgeben, vom Foramen opticum des Bulbus zur Bulbushinterfläche zieht, wird das peripherste Ende, welches innerhalb der Augenhäute liegt, als intraocularer Teil abgeschieden. Die Sehnerveneintrittsstelle am Bulbus liegt nach Vossius ([288]) und Ellenberger-Baum ([66]) im allgemeinen im äufseren (temporalen) unteren Quadranten des Bulbus; nur bei der Katze senkt sich der Nerv im unteren inneren (nasalen) Quadranten ein. Dasselbe konnte ich nur gelegentlich beim Hunde beobachten.

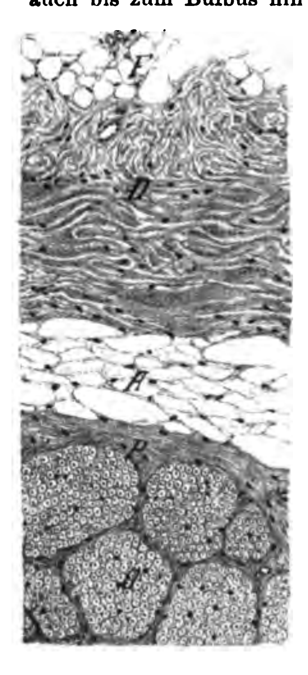


Fig. 379. Querschnitt durch die Randpartien des Nervus opticus nach Ellenberger-Günther.
O Bündel von Opticusfasern, die zwischen sich Gliazellen bergen. *P* Pialscheide, die die interfaszikulären Septen absendet. *A* Arachnoidealscheide im Intervaginalraum. *D* Duralscheide. *F* Orbitales Fett.

Die Scheiden des Opticus. Die äufsere Duralscheide (Fig. 379 *D* und 381 *h*) tritt erst in der Nähe des knöchernen Foramen opticum in der Schädelhöhle an den Sehnerven heran und vertritt in demselben zugleich das Periost. An der Eintrittsstelle in den Bulbus geht das Duralgewebe ohne Grenze in das Scleralgewebe über (Fig. 381). Deshalb sind auch beide aus demselben Material aufgebaut. An der Sclera angelangt biegen die Durafasern unter etwa rechtem Winkel in die äufseren zwei Drittel der Sclera ein, die an dieser Stelle eine grofse Anzahl zirkulär um den Sehnervenkopf verlaufender Bindegewebsbündel besitzt (Fig. 380 und 381). Die Dura setzt sich in der Hauptsache aus längs zum Sehnerven verlaufenden Bündeln collagener Fäden zusammen, die ein reiches Netz von elastischen Fasern beherbergen. In der Nähe der inneren Oberfläche der Dura verlaufen die Fäden schief oder fast zirkulär. Diese Fasern reichen jedoch nicht bis zum Bulbus hin, in dessen Nähe demnach nur längsverlaufende Fäden sichtbar sind (Fig. 381 *h*). An der inneren wie äufseren Oberfläche ist die Dura von einem kontinuierlichen Endothelhäutchen überzogen; solche treten auch nach dem Bulbus hin im Innern des Duralgewebes auf, da dasselbe dort zum Teil zu einzelnen Blättern aufgelöst ist (Michel [182]).

Die mittlere Arachnoidealscheide (Fig. 379 *A*), die Key und Retzius ([187]) am Sehnerven zuerst beschrieben, ist ein zartes Häutchen, zusammengesetzt aus feinen, sich verflechtenden Bindegewebsbündeln, welche auf der einen Seite durch stärkere Bälkchen mit der Dura, auf der anderen durch feinere Züge mit der Pia in Verbindung stehen. Die Oberflächen dieser Haut wie auch die Verbindungsbälkchen sind von Endothelzellen überzogen.

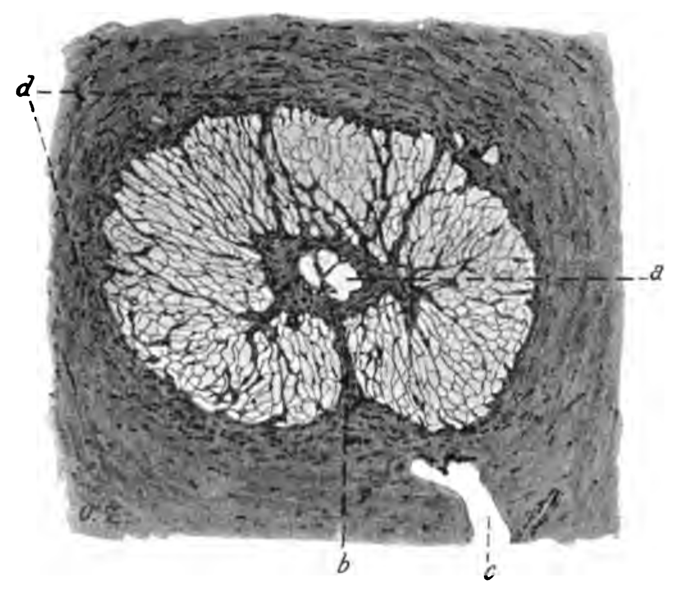


Fig. 380. Querschnitt durch den endoscleralen Teil des Sehnerven vom Rinde. Sublimat, Hämatoxylin, Säurefuchsin-Pikrinsäure. 15 fache Vergr. Der Schnitt liegt dicht hinter der Chorioidea. Der Sehnerv ist in eine sehr grofse Anzahl von Faserbündeln aufgeteilt, die durch zierliche interfaszikuläre, z. T. unvollständige Septen voneinander getrennt sind.

a Zentralgefäfse: die 3 grofsen Räume sind Venen, links darunter findet sich der Querschnitt durch die kleine Arterie. Die Gefäfse sind von einer dicken, bindegewebigen Hülle (axialer Bindegewebsstrang) umgeben, die mit den interfaszikulären Septen in ausgiebigem Zusammenhange steht und nach unten zu ein besonders starkes Bindegewebsblatt entsendet (*b*). Wenige Schnitte hirnwärts wird das Septum schon stärker: in diesem steigen dann die Zentralgefäfse in scharfem Winkel abwärts, so dafs sie dicht hinter der Oberfläche der Sclera die Duralscheide des Sehnerven erreichen. *c* Ast von hinteren Ciliarvenen. *d* Scleraelemente, in der Hauptsache zirkulär um den Sehnervenkopf verlaufend. In den bindegewebigen Teilen viele Pigmentzellen.

Die innere Pialscheide (Fig. 379 *P* und Fig. 381 *g*) liegt dem Sehnerven dicht auf und liefert in Form von abstrahlenden Septen und Balken das Bindegewebe, welches die einzelnen Opticusbündel (Fig. 379 *O*) umscheidet. Deshalb läfst sich diese Haut nur gewaltsam vom Nerven trennen. Mit den feineren interfaszikulären Piaabzweigungen gelangen von der Oberfläche der Blutgefäfse feine Äste der Scheidengefäfse ins Innere des Sehnerven hinein. Nur da, wo die Vasa centralia ins Innere des Opticus dringen, senkt sich mehr oder weniger von unten her ein dicker Bindegewebsstrang scheidewandartig in die Tiefe des Nerven (Fig. 380 *b*), der sich papillenwärts erst in der Gegend der Lamina cri-

brosa verliert, hirnwärts aber nach Staiger [158] bei den Ungulaten spornartig, in der Achse des Opticus gelegen, sich noch eine ganze Strecke hinzieht. Staiger glaubt diesen Bindegewebskeil entdeckt zu haben, jedoch ist dieser in ähnlicher Weise schon von Schwalbe [252] bei Rind und Schaf und von Hoffmann [120] bei allen Wiederkäuern und dem Schweine beschrieben worden. Zwischen Dura und Arachnoidea und zwischen Arachnoidea und Pia findet sich je ein Lymphraum (Subdural- und Subarachnoidealraum), die nach Key und Retzius [187], da die Arachnoidea eine kontinuierliche Haut darstellt, nicht miteinander in Verbindung stehen, nach Schwalbe [251] aber kommunizieren. Man bezeichnet beide zusammen als den Intervaginalraum (Fig. 381 *i*). Am Sehnervenkopfe endet dieser Raum blind. Er dringt mit der Pia bis etwa zum inneren Drittel der Scleradicke vor, wo die Piafasern gröfstenteils in die Sclera, weniger in die Chorioidea sich einsenken (Fig. 381).

Der Nervenstamm (Fig. 381 *a*) wird in seinem orbitalen Teile, wie schon kurz erwähnt, durch reichliche von der Pia abgehende Bindegewebsbalken, die ein wohl entwickeltes aber unvollständiges Septensystem bilden, in eine aufserordentlich grofse Anzahl von feinen Bündeln (Fig. 379 *O*) aufgeteilt. Durch diese Anordnung des Bindegewebes unterscheidet sich der Sehnerv von allen übrigen Nerven. Mit dem reich entwickelten Septensystem geht eine ebenso reiche Ausbildung feiner Blutgefäfse einher. Auffallend ist, dafs aber das Septensystem des Opticus an verschiedenen Stellen recht ungleichartig ausgebildet ist. Vom Gehirn zum Sehnervenkopfe hin wird es allmählich dichter und dichter. Von einer Einteilung in einzelne Bündel kann aber erst vom Foramen opticum aus gesprochen werden, in dem alle drei Opticusscheiden fest miteinander verschmolzen sind. Von hier aus zum Bulbus hin werden die interfaszikulären Septen des Opticus immer deutlicher, am stärksten aber ist das zwischen den Nervenbündeln gelegene Bindegewebe in der Gegend der Lamina cribrosa entwickelt (Fig. 380 und 381 *f—f*). Jenseits der Lamina cribrosa verschwindet das Bindegewebe ziemlich plötzlich (s. unten). Die Einsenkung der zentralen Gefäfse in den Opticusstamm erfolgt bei unseren Haustieren sehr dicht am Bulbus und zwar von unten her. Auf eine Strecke weit sieht man die Zentralgefäfse mit der Pia durch das obenerwähnte bindegewebige Septum verbunden, das bei verschiedenen Tieren reich pigmentiert ist, das sich aber in der Höhe der Lamina cribrosa verliert, so dafs dort axial nur ein perivaskulärer Strang übrigbleibt, in den die zarten Septen der Lamina sich einsenken. In Fig. 380 ist das Septum wegen der Nähe der Lamina schon ziemlich schwach. Eine axial gelegene strangartige Fortsetzung dieses Bindegewebskeiles beobachtet man nach Staiger [258] bei den Ungulaten auch hirnwärts von der Eintrittsstelle der Zentralgefäfse (s. oben). Ob nun dieses Septum, das den Weg uns andeutet, welchen die in den hohlen Augenblasenstiel sich einsenkenden Zentralgefäfse genommen haben, nach dem temporalen (Vossius [288]) oder nach dem unteren nasalen Quadranten (Deyl [52]), oder rein nach unten (Strahl [254], Henckel [111]) hinzieht, ist vorläufig noch nicht einwandfrei festgestellt, ebenso wie auch eine von verschiedener Seite behauptete fötale Drehung des Augenbechers und der benachbarten Teile des Opticus. Beim Hunde und der Katze senken sich die Zentralgefäfse 1½—2 mm

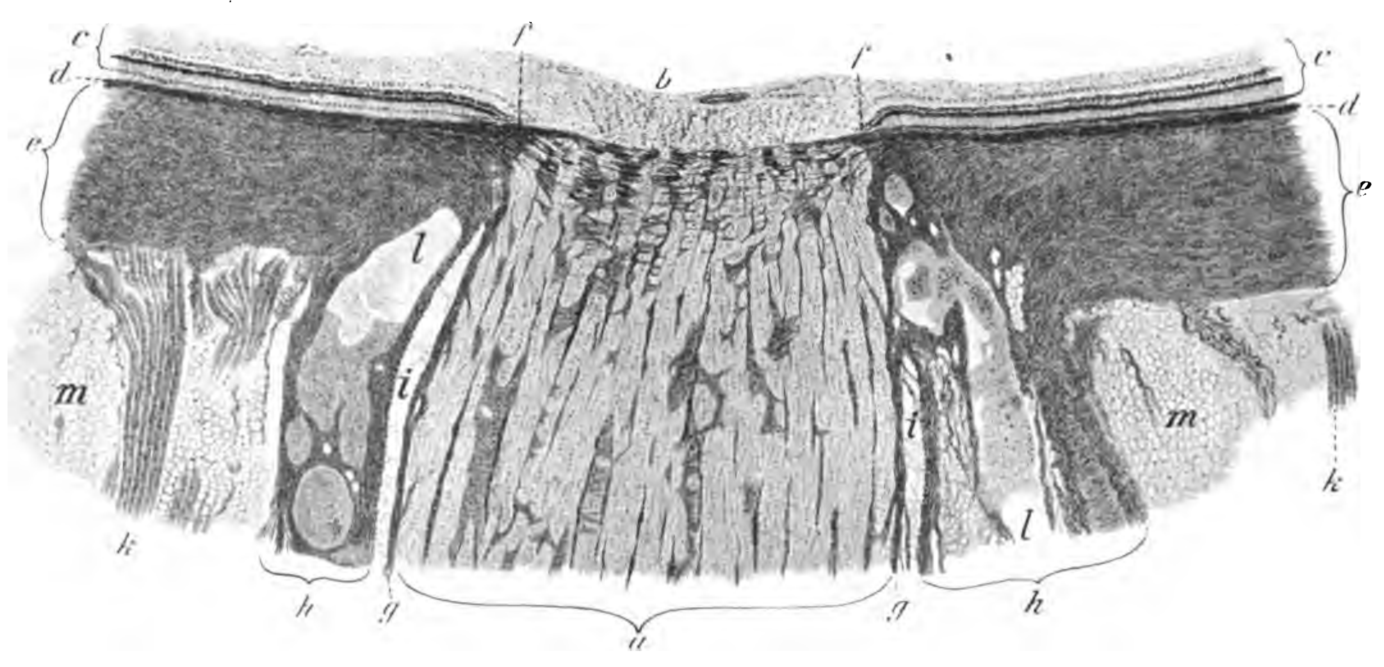


Fig. 381. **Senkrechter Schnitt durch die Sehnerveneintrittsstelle der Ziege. (Vom gleichen Präparat wie Fig. 327.) Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Säurefuchsin-Pikrinsäure. ca. 20fache Vergr.**

a Nervus opticus, der nach der Lamina cribrosa (*f—f*) hin sich verjüngt. *b* Excavation an der Papilla optica mit Retinalgefäfsen; die Sehnervenfasern strahlen radiär in die Nervenfaserschicht der Retina hinein. *c* Retina; innen Nervenfaserschicht, aufsen Pigmentepithel, das links im Bilde, also nach oben von der Papille, pigmentfrei ist, da dort in der Tiefe Tapetalzellen sitzen. *d* Chorioidea, die über der Papille mit dem Tapetum versehen ist. *e* Sclera. *f* Von der Chorioidea und den innersten Teilen der Sclera in den Sehnervenkopf einstrahlende, mit Pigmentzellen durchsetzte Bindegewebsbündel, die die Lamina cribrosa herstellen; in dieser Höhe verlieren die Nervenfasern des Opticus ihre Markscheiden. *g* Pialscheide des Nervus opticus, die in den inneren Teilen der Sclera in dieselbe einstrahlt und an verschiedenen Stellen die interfaszikulären Scheiden des Opticus abgibt. *h* Duralscheide des Nervus opticus mit grofsen Gefäfsen. *i* Intervaginaler Lymphraum mit den spärlichen Maschen der Arachnoidea; in der Höhe der Sclera dort blind endend, wo die Pia in die Sclera umbiegt; rechts im Bild ist der Lymphraum durch ein Blutgefäfs nach rückwärts gedrängt. *k* Bündel des Musculus retractor bulbi. *l* Blutgefäfse des Sehnervenkopfes. *m* Intraorbitales Fett.

vom Bulbus entfernt in den Sehnerven ein (Langenbacher [159], Hoffmann [120]), beim Schweine und den Wiederkäuern erfolgt dies erst direkt am Augapfel, wie Querschnitte durch das okulare Ende des Sehnerven dartun, und wie Schwalbe ([158]) und Hoffmann vor 20 Jahren und neuerdings wieder Staiger ([258]) nachgewiesen haben.

Der Opticus selbst zerfällt, wie schon gesagt, in eine grofse Anzahl von Einzelbündeln, die aber miteinander anastomosieren. Beim Rinde finden sich nach Greeff ([89]) in dem 4 mm im Querschnitt messenden Opticus 550 Bündel; der Mensch besitzt deren bei 3 mm starkem Sehnerven 800 (Schwalbe [258]); Deyl ([51]) hat beim Menschen sogar 1200 Bündel gezählt und den Satz aufgestellt: „Je höher ein Tier in der Wirbeltierreihe steht, um so gröfser ist die Zahl und um so vollständiger die Abtrennung der Opticusbündel.“ Aus den mitgeteilten Zahlen geht aber hervor, dafs die Bündel des Säugeropticus gröfser sind als beim Menschen; sie sind aber auch weniger deutlich voneinander getrennt. Die Nervenbündel werden durch feine Achsenzylinder gebildet mit dünner, erst an der Lamina cribrosa endender Markscheide, denen genau wie in der weifsen Substanz der Zentralorgane das Neurilemm fehlt. Das Kaliber dieser Sehnervenfasern schwankt wie das der Retinafasern ganz aufserordentlich, und zwar zwischen äufserster Feinheit und 10 μ Dicke (Greeff [89]). An ihrer Oberfläche liegen Neurogliazellen, die sich in gewöhnlichen Schnitten an den zahlreichen ovalen blassen Kernen zwischen den Nervenfasern kenntlich machen. Diese Zellen häufen sich vor allem an der Oberfläche des Opticus und in der Gegend der Lamina cribrosa, wie auch an der Peripherie der einzelnen Faserbündel, wo sie in besonderen Spalträumen liegen (Key u. Retzius [187]); weniger dicht finden sie sich im Innern derselben. Im übrigen gleichen sie vollständig den in der Retina beschriebenen und denen der Zentralorgane (Langstrahler; Fig. 363 *a* u. *b*). Nach Deyl ([51]) steht die Menge der Neurogliazellen in umgekehrtem Verhältnis zur Zahl der Opticusbündel, denn er fand bei Tieren mit einer nur geringen Anzahl grofser Opticusbündel (Schwein) eine stärkere Ausbildung der Neuroglia.

Den im Bereich des Bulbus liegenden intraocularen Teil des Nervenstammes teilen wir mit Greeff in 3 Abschnitte ein, in den markhaltigen äufseren, in den in der Höhe der Lamina cribrosa liegenden mittleren und in den marklosen inneren Teil. Der Raum, der innerhalb der Augenhäute für den Sehnervenkopf bleibt, ist trichterartig geformt, er verjüngt sich von aufsen nach innen und erreicht seine engste Stelle in der Nähe der Chorioidea-Retinagrenze (cf. Fig. 381), von welcher aus die letzten bindegewebigen Züge zur Lamina cribrosa abgegeben werden. Der Sehnervenstamm spitzt sich also nach dem Augeninnern hin konisch zu, er verliert an Durchmesser. Diese Tatsache hat ihre Begründung darin, dafs an der Lamina cribrosa die Nervenfasern in verschiedener Höhe ihre Markscheide verlieren und der Opticusstamm dadurch schmaler wird. Auch das Septensystem im Opticus wird mit dem Eintritt in die Augenhäute ein anderes; mit Annäherung an den Bulbus nehmen die querverlaufenden Fasern auf Kosten der longitudinalen zu und verdrängen diese schliefslich vollständig, so dafs im Bereiche der Lamina cribrosa fast ausschliefslich querziehende, zu einem siebartig durchbrochenen Maschenwerk sich verflechtende Bindegewebsbündel bemerkbar sind

(Fig. 380). Diese bindegewebigen Fäden entspringen von der Pia, etwa von dem Ende des intervaginalen Raumes ab, wo sie teilweise in die Sclera einstrahlt, und damit von der Sclera, nach vorn zu aber aus der Chorioidea. Demnach unterscheiden Key u. Retzius ([187]) einen scleralen und chorioidealen Teil der Lamina. Bei den einzelnen Tieren beteiligen sich aber diese beiden Häute in verschiedenem Maſse an der Bildung der siebartigen Platte, und zwar ist nach Hoffmann ([120]) der Grad der Anteilnahme der Chorioidea abhängig von der Entwicklung und Lage des den Sehnervenkopf umgebenden Zinnschen Gefäſskranzes, dem die Aufgabe zukommt, durch die zahlreichen von Bindegewebe umgebenen feinen Äste (cilioretinale Verbindungen), die in den Sehnervenstamm eindringen, die Pialscheide einzustülpen und so die Lamina überhaupt zu bilden (Kuhnt [155]). Je weniger die cilioretinalen Äste entwickelt sind, um so geringer ist demnach die Lamina ausgeprägt. In ähnlichem Sinne spricht sich auch Wolfring ([296]) aus, der von der Sclera kein Bindegewebe zur Lamina hinziehen sah, sondern dasselbe nur mit Hilfe der mehr oder weniger zahlreichen Gefäſsäste zur Siebplatte gelangen läſst. Hoffmanns Untersuchungen und zum Teil vorher schon die von Key und Retzius haben gelehrt, daſs die Chorioidea am Aufbau der vorderen (inneren) Laminaschichten bei Rind, Pferd und Schwein nur wenig, bei Schaf (Fig. 381) und Ziege mehr, am stärksten aber bei den Raubtieren sich beteiligt, bei denen der Scleralgefäſskranz weit nach innen, nahe an die Grenze zur Chorioidea gerückt ist. Wie beim Pferde verhält sich natürlich die Lamina auch beim Esel.

Die Sclera, deren Elemente in der Nachbarschaft des Sehnervenkopfes beim Menschen (Berger [28]) und auch bei einzelnen Tieren auſsen (hinten) mehr zirkulär, innen (vorn) mehr meridional verlaufen (vergl. Fig. 381), enthält verschieden reichliche Pigmentzellen, welche mit den Bindegewebszügen auch in die scleroticalen Teile der Lamina vordringen. Viel Pigment findet sich in der Lamina der Wiederkäuer und des Schweines, weniger in der der Fleischfresser und nur geringe Mengen bei den Einhufern.

Die nach der Achse des Sehnerven hinziehenden Laminabalken treten dort natürlich in ausgiebige Verbindung mit dem um die Zentralgefäſse gelagerten axialen Bindegewebsstrang (Fig. 380), der teilweise ebenfalls reichlich pigmentiert ist. Nach innen zu schneidet die Lamina mit der inneren Grenze der Chorioidea ziemlich scharf ab, nur vereinzelte blutgefäſsfreie zarte Bindegewebszüge lassen sich nach der Papilla optica hin noch verfolgen (Key u. Retzius [187], Hoffmann [120]). Während Key u. Retzius die innere Grenze der Lamina des Menschen als nicht so scharf bezeichnen wie die äuſsere, konnte ich bei Tieren das Gegenteil beobachten (vergl. Fig. 381). Beide Begrenzungslinien beschreiben einen nach auſsen konvexen Bogen; die innere kann auch gerade verlaufen, die äuſsere ist immer durch Verschmelzung der Laminabalken mit dem Septensystem des Opticus unscharf. Die dichteste Lamina cribrosa besitzen Schwein und Einhufer, es folgen die Wiederkäuer, und am zartesten ist sie bei den Fleischfressern, wie es schon Hoffmann angibt, von dem das feinere Verhalten der Lamina bei den einzelnen Tieren eingehend geschildert wurde. Elastische Elemente treten nach Sattler ([238]), Stutzer ([268]), Kiribuchi ([138])

u. a. in der Lamina cribrosa sehr zahlreich auf. Sie verlaufen in der Hauptsache radiär, stammen aus der Sclera und nach einzelnen Autoren (Bietti[80], Elschnig[68], Sagaguchi[231]) zum Teil auch aus der Chorioidea und strahlen hirnwärts in die Pia und das Septensystem des Sehnerven ein. In der Umgebung der Lamina häufen sich die elastischen Fasern zu einem das Scleralloch umkreisenden ringförmigen Geflechtwerk an (Sattler, Sagaguchi), welches nach Kiribuchi mit einem ähnlichen Ringgeflechte in der Chorioidea zusammenhängt, aus dem aber keine elastischen Elemente in die Lamina abgegeben werden sollen.

Vor der Lamina cribrosa liegt der dritte Abschnitt des intraocularen Sehnerventeiles, welcher in der Regel vollständig marklos ist. Die nackten Achsenzylinder haben sich beim Durchtritt durch die Lamina zu feinsten Bündeln vereinigt, welche jenseits der siebartig durchbrochenen Platte radiär in die innerste Schicht der Retina einstrahlen und so eine mehr oder weniger trichterförmige Bildung erzeugen, die oben besprochene physiologische Excavation (Fig. 381 *b*). An Stelle der trennenden Bindegewebszüge treten Stränge von Gliazellen zwischen den einzelnen Nervenbündeln auf (Fig. 381); die Papilla optica ist also sehr reich an Neuroglia. Ausnahmsweise sind auch jenseits der Lamina cribrosa markhaltige Nervenfasern gefunden worden; darüber s. S. 483.

Die arteriellen Blutgefäfse des Nervus opticus sind in der Hauptsache Scheidengefäfse, von Ästen der Art. ophthalmica interna abstammend. Das eine Gefäfsgebiet versorgt die Dura (Fig. 415 *g*), das andere die Pia (Fig. 415 *f*); beide sind durch Anastomosen miteinander verbunden. Wie nun von der Pia aus die Septen ins Innere des Sehnerven dringen, so gelangen auch die Blutgefäfse der Pia in denselben hinein, was vor allem deutlich an der Lamina cribrosa zutage tritt. In dieser Gegend gesellen sich zu den Scheidengefäfsen noch Äste der hinteren kurzen Ciliararterien, die cilioretinalen Äste (Fig. 415 *k*) für Sehnerv und Retina. Die genannten Zweige der Ciliararterien bilden um den Sehnervenkopf im Bereiche der Sclera oder an der Grenze zur Chorioidea (s. oben) einen Gefäfskranz, den von Zinn Ende des 18. Jahrhunderts entdeckten Circulus arteriosus nervi optici, und aus diesem entspringen wohl meist die zum Sehnerven und zur Retina hinziehenden Stämmchen. Aufserdem anastomosieren Gefäfse der Chorioidea mit solchen des Sehnervenkopfes. Eine kurze Strecke vom Bulbus entfernt senken sich schliefslich noch die Zentralgefäfse des Sehnerven (s. S. 504) von unten her in denselben ein (Fig. 415 *e*); auch diese Gefäfse geben Zweige an den Nerven selbst ab, die ihrerseits mit solchen des Scheidensystemes anastomosieren.

Der Opticus der Vögel verhält sich, abgesehen von den S. 493 geschilderten Eigentümlichkeiten, ähnlich dem der Säuger. Das interfaszikuläre Gewebe ist weniger ausgebildet, so dafs die Opticusbündel weniger vollständig voneinander getrennt sind. Zentralgefäfse fehlen dem Opticus.

D. Die Linse, Lens crystallina.

Die Kristallinse des Auges (cf. Fig. 327 und 328 *x*) ist ein vollkommen durchsichtiger biconvexer Körper mit kreisförmigem Umrisse (Äquator), mit einer im allgemeinen schwächer gekrümmten vorderen (irisseitigen) und einer stärker gekrümmten hinteren (vitrealen) Fläche, deren Scheitelpunkte als vorderer (cornealer) und hinterer (vitrealer) Pol bezeichnet werden. Nur Hund und Katze zeigen das um-



gekehrte Verhältnis in der Krümmung ihrer Flächen (Rabl [217]). Der Äquator ist wegen der stärkeren Differenz im Grade der Krümmung der beiden Flächen beim Pferde am deutlichsten, leidlich gut ist er beim Schweine und den Fleischfressern zu sehen, am undeutlichsten beim Rinde und Schafe (Rabl). Nur bei den Fleischfressern fällt die Äquatorialebene hinter die Mitte der Linsenachse, was ohne weiteres aus dem erwähnten abweichenden Krümmungsverhältnisse der beiden Linsenflächen hervorgeht. Die Linse liegt hirnseitig von der Iris, ist durch einen Kranz feinster Fädchen, durch die Zonula ciliaris (Fig. 327 und 328 *z*), an den Ciliarkörper aufgehängt und stöfst hirnseitig an den Glaskörper, in welchen sie fast bis zum Äquator eingelassen ist. Der corneaseitige Pol liegt direkt hinter der Pupille, und die benachbarten Teile der Linse legen sich an die Innenfläche der Iris (Fig. 327 *g*) an, während die periphere Zone sich von der Iris zurückzieht und so einen freien Raum entstehen läfst, der seitlich zum Teil durch den Ciliarkörper (Fig. 327 *k*, *k'*) abgeschlossen wird — die hintere Augenkammer (Fig. 327 *w*). Durch den kapillaren Spalt zwischen dem Pupillarteil der Iris und der Linse stehen die hintere und die vordere Augenkammer (Fig. 327 *v*) miteinander in Verbindung.

An der Linse unterscheidet man die Kapsel und den Inhalt, die Linsensubstanz, die in eine weichere Rindenschicht, Substantia corticalis, und in den resistenteren Linsenkern, Nucleus lentis, zerfällt und dem Linsenepithel ihren Ursprung verdankt (s. unten). Über die Gröfsenverhältnisse s. bei Koschel ([149]) u. a.

Die Linsenkapsel, Capsula lentis, umgibt die Linse allseitig als homogene, elastische Membran. Sie zeigt an verschiedenen Stellen der Linse und bei den einzelnen Tierarten verschiedenen Durchmesser. In der Nähe des corneaseitigen Poles (Fig. 382 *I*, *a*) ist sie am stärksten; dort mifst sie beim Hunde an Formalin-Alkoholpräparaten 22—23 μ, am Äquator (Fig. 382 *II*, *a*), von dem aus sie sich iriswärts rasch verdünnt, ca. 7 μ auf der Glaskörperseite (Fig. 382 *III*, *a*) schwillt sie allmählich auf 3 μ und weniger ab. Eine sehr dicke Kapsel besitzen die Katze, das Rind und vor allem das Pferd. Die Capsula lentis steht chemisch dem elastischen Gewebe nahe; sie färbt sich mit Resorcin-Fuchsin (Weigert) schwarzblau, mit Säurefuchsin-Pikrinsäure rot und hebt sich dadurch deutlich von der gelb gefärbten Linsensubstanz ab. Beim Kochen und bei Behandlang mit Säuren löfst sie sich auf, ohne allerdings dann Leimreaktion zu geben und beim Erkalten zu gelatinieren. Trypsin verdaut die Kapsel, ein Unterschied dem collagenen Gewebe gegenüber. Obwohl die Kapsel auch bei starken Vergröfserungen vollkommen homogen erscheint, konnte sie Berger ([27]) doch durch Behandlung mit Kalium permanganicum in einzelne Lamellen zerlegen, deren äufserste, wie Ebner ([68]) angibt, sich oft schon an fixierten Präparaten ablöst. In dieser als Zonulalamelle bezeichneten Schicht enden die Zonulafasern. Am deutlichsten tritt die Schichtung beim Pferde auf, bei dem es Rabl ([217]) gelang, 22—24 einzelne Lamellen darzustellen.

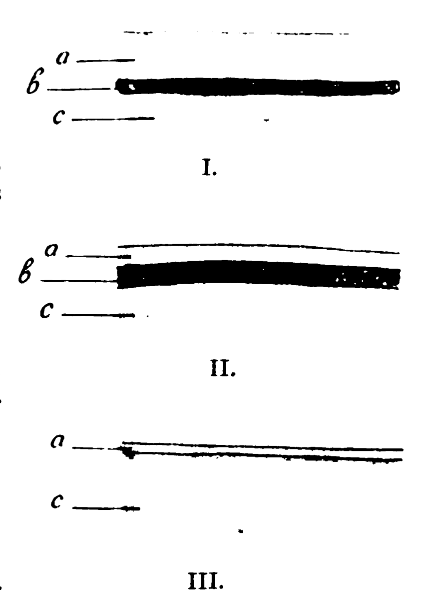


Fig. 382. Linsenkapsel vom Spitzhunde. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin. 315fache Vergr. I. Vom vorderen Pole. II. Vom Äquator. III. Seitlich vom hinteren Pole. *a* Linsenkapsel. *b* Linsenepithel. *c* Linsenfasern.

Die Linsensubstanz verdankt entwicklungsgeschichtlich dem Linsenepithel ihre Entstehung. Das Linsenepithel erhält sich als solches nur an der Vorderfläche der Linse. In frühen Entwicklungsstadien ist die Linse ein Epithelzellbläschen, dessen Zellen an der dem Ektoderm abgewendeten, also vitrealen Fläche corneawärts in die Länge wachsen und dadurch allmählich den lichten Raum des Bläschens einengen. Die vitrealen Zellen wachsen also zu Zellsäulen aus und erreichen schliefslich mit dem freien Ende die dem Ektoderm zugekehrte Wand. Aus jeder dem Augenbecher zugekehrten Zelle entwickelt sich also, wie leicht verständlich, eine spätere Linsenfaser (s. unten), und nur die Zellen an der dem Ektoderm zugewandten Fläche bewahren den epithelialen Charakter. Am Äquator finden sich die Übergänge der Epithelzellen zu den Zellsäulen beim Embryo und zu den Linsenfasern beim erwachsenen Tiere (Fig. 385).

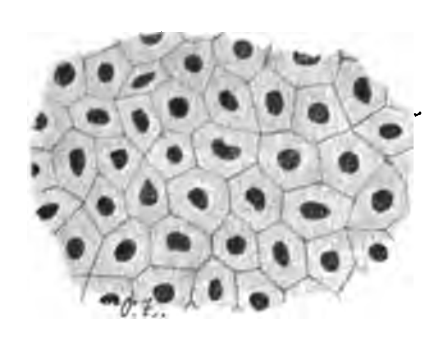


Fig. 383. Linsenepithel von der Katze. Flächenbild. Sublimat, Hämatoxylin. ca. 325 fache Vergr.

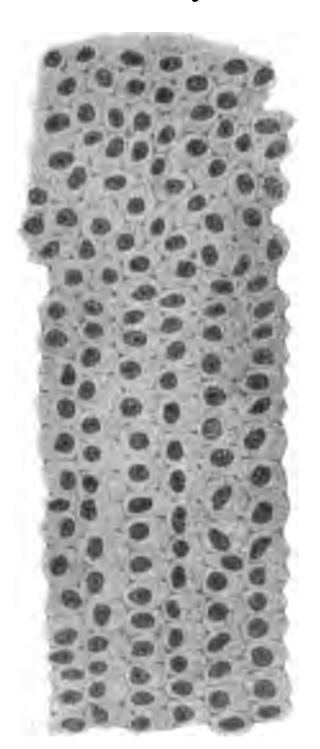


Fig. 384. Linsenepithel des Rindes nach C. Rabl. 390 fache Vergr. Partie aus der Gegend der Epithelgrenze mit 6 meridionalen Zellreihen. Die unregelmäfsig gelagerten Zellen liegen dem vorderen Linsenpol näher.

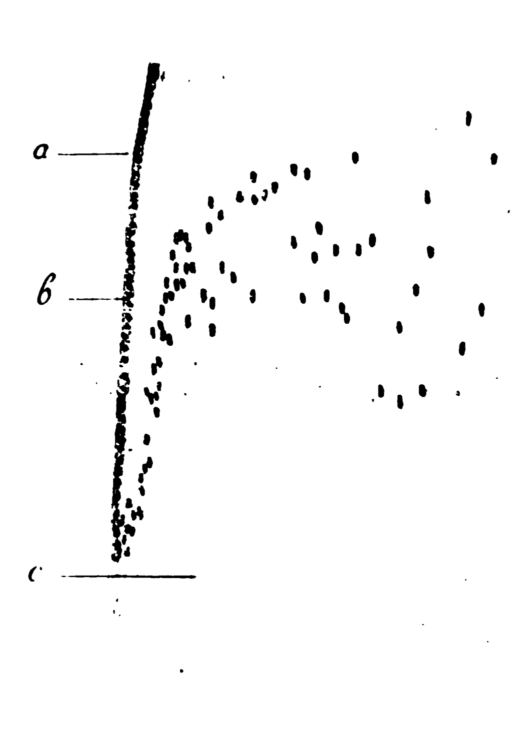


Fig. 385. Randwirbel der Linsenfasern vom Schafe. Formalin-Alkohol, Hämatoxylin, Eosin. 155 fache Vergr.

a Linsenkapsel. *b* Linsenepithel. *c* Linsenfasern, deren Kerne den Kernbogen bilden.

Die Linsenepithelien besitzen nach Hosch ([122]) und Barabaschew ([17]) teilweise längere, teilweise kürzere, geteilte oder ungeteilte Fortsätze. Sie stellen in der Gegend des Poles abgeplattete (Fig. 382 *I*, *b*), von der Fläche polygonale (Fig. 383 und 384), leicht körnige Zellen dar, deren Kern ein dichtes Fädengewirr von Chromatin enthält und abgeplattet, in der Flächenansicht aber rundlich, oval oder nierenförmig erscheint. Nach dem Äquator hin werden die Zellen allmählich schmaler und höher, kubisch (Fig. 382 *II*, *b* und 385 *b*) und jenseits desselben zylindrisch. Die Höhe der Zellen nimmt also in dem Mafse zu, wie ihr Querdurchmesser und die Dicke der Kapsel abnimmt. Während die Zellen zunächst senkrecht zur Oberfläche stehen, drehen sie von der Stelle ab, wo sie zu immer länger werdenden Zylindern auswachsen (Fig. 385 zwischen *b* und *c*), ihre Achse derart, dafs sie aufsen sich nach hinten und innen nach vorn zu umlegen (Randwirbel; Schwalbe [258]). An dieser Stelle gehen also die Linsenepithelien in die Linsenfasern über (Epithelgrenze; Rabl [217]). Rabls Untersuchungen haben weiter ergeben, dafs die Linsenepithelien an der gesamten corneaseitigen Fläche regellos liegen, in der Gegend der Epithelgrenze aber sich zu Meridionalreihen aneinanderlegen (Fig. 384), die glaskörperwärts in gerader (äquatorialer) Linie etwa mit der Epithelgrenze endigen. In der Gegend des Äquators sind alle Linsenfasern, d. h. also die oberflächlichen, kernhaltig (Fig. 385 *c*); sie bilden die Kernzone H. Meyers, die nach Rabl in der Circumferenz Unregelmäfsigkeiten zeigt, also in Meridionalschnitten rechts und links sich nicht deckt. Mit dem Wachstum der Fasern während der Entwicklung nach vorn verschieben sich die Kerne derselben in der gleichen Richtung; es bildet also die Kernzone in Meridionalschnitten durch die Linse einen nach vorn gerichteten Bogen, den Kernbogen Beckers ([24]). Durch Ausbildung der Nahtsterne (s. unten) werden sekundär einzelne Kerne weit corneawärts nach vorn, andere weit glaskörperwärts verlagert. Je mehr man der Linsenachse sich nähert, um so spärlicher werden die Kerne in den Fasern, sie verschwinden auf dem Wege dahin allmählich, sie verfallen der Chromatolyse. Die zentralen Fasern sind also kernlos.

Dafs an der Hinterfläche der Linse die Epithelien fehlen, ist nach dem Geschilderten selbstverständlich, da die embryonal dort sich findenden Zellen zu den Linsenfasern ausgewachsen sind. Nebenbei sei erwähnt, dafs nach verschiedenen Autoren sowohl subkapsulär als auch subepithelial, soweit die Linsenepithelien reichen, eine schwache Eiweifsschicht sitzt, die die Epithelzellen sowohl von der Kapsel wie von den Linsenfasern trennt.

Die Linsenfasern, die bei den Säugern den bei weitem gröfsten Teil der Linse ausmachen, teilt Rabl ([215]) ein in Zentralfasern, in Übergangsfasern und in Haupt- oder Grundfasern. Die Zentralfasern (Fig. 386 *3*) liegen ungeordnet mit unregelmäfsiger Zentrierung um die Linsenachse herum, sind im Querschnitt ungleichartig, polygonal geformt und verschieden grofs. An den Übergangsfasern (Fig. 382 *2*), die bei Säugetieren eine sehr breite Zone einnehmen und das Bindeglied zwischen Zentral- und Hauptfasern bilden, fällt eine zunächst noch unregelmäfsige Lagerung zu Radiärlamellen auf, und der Querschnitt der Fasern wird mit der Entfernung von der Achse allmählich regelmäfsiger

und kleiner. Zentral- und Übergangsfasern bilden zusammen den festeren Linsenkern (Nucleus lentis). Die breite Rindenschicht (Substantia corticalis) wird endlich von den Haupt- oder Grundfasern (Fig. 386 *1*) aufgebaut, die deutliche und mehr oder weniger regelmäſsige Radiärlamellen bilden. Bei verschiedenen Tieren ist nach Rabl ([217]) die Regelmäſsigkeit dieser Anordnung eine sehr hohe (Marder, Fuchs, Nager), bei anderen ist sie durch mehr oder weniger reichliche Einschiebung (Interkalation) neuer Lamellen verwischt (Fig. 387), am meisten beim Pferde und Hunde. Die Hauptfasern sind sechsseitige prismatische Bänder (Fig. 387 und 389), die in der Richtung der Linsenradien seitlich zusammengedrückt und gegen die Enden hin leicht kolbig verdickt sind. Nach der Oberfläche der Linse zu nimmt der Breitendurchmesser und auch der Dickendurchmesser und die Länge der Fasern allmählich zu. An diesen oberflächlichen Fasern sind die Kanten glatt (Fig. 388), nach dem Zentrum hin treten an ihnen allmählich Zähnchen auf (Fig. 389), wodurch dort eine festere Vereinigung der einzelnen Fasern bedingt wird. Die Zähnelung ist nach Becker ([24]) eine Alterserscheinung, die in einer Schrumpfung besteht. Ebenso ist auch der Zerfall und Verlust der Kerne in den tiefergelegenen Fasern zu beurteilen. Es sind die oberflächlichen Fasern die jüngsten; ihnen fehlen also die Zähnchen, und sie besitzen einen Kern (Fig. 388), während die tiefen gezahnt und kernlos sind (Fig. 389). Die homogene Substanz der oberflächlich gelegenen Linsenfasern ist an der Peripherie einer jeden Faser verdichtet, so daſs ein hüllenartiger Mantel um eine weichere, zähflüssige Achsensubstanz entsteht (Linsenröhren). Nach der Linsenachse hin dagegen wird die Innenmasse fester und fester und läſst sich in Zupfpräparaten nicht mehr aus dem starren Mantel herausdrücken. So wird es verständlich, daſs der erwähnte Linsenkern eine festere Konsistenz besitzt als die Rindenschicht. Die einzelnen Linsenfasern sind durch eine Kittmasse zusammengehalten

Fig. 386. Schema einer Selachierlinse nach C. Rabl. Segment eines Äquatorialschnittes.
1 Haupt- oder Grundfasern. *2* Übergangsfasern. *3* Zentralfasern.

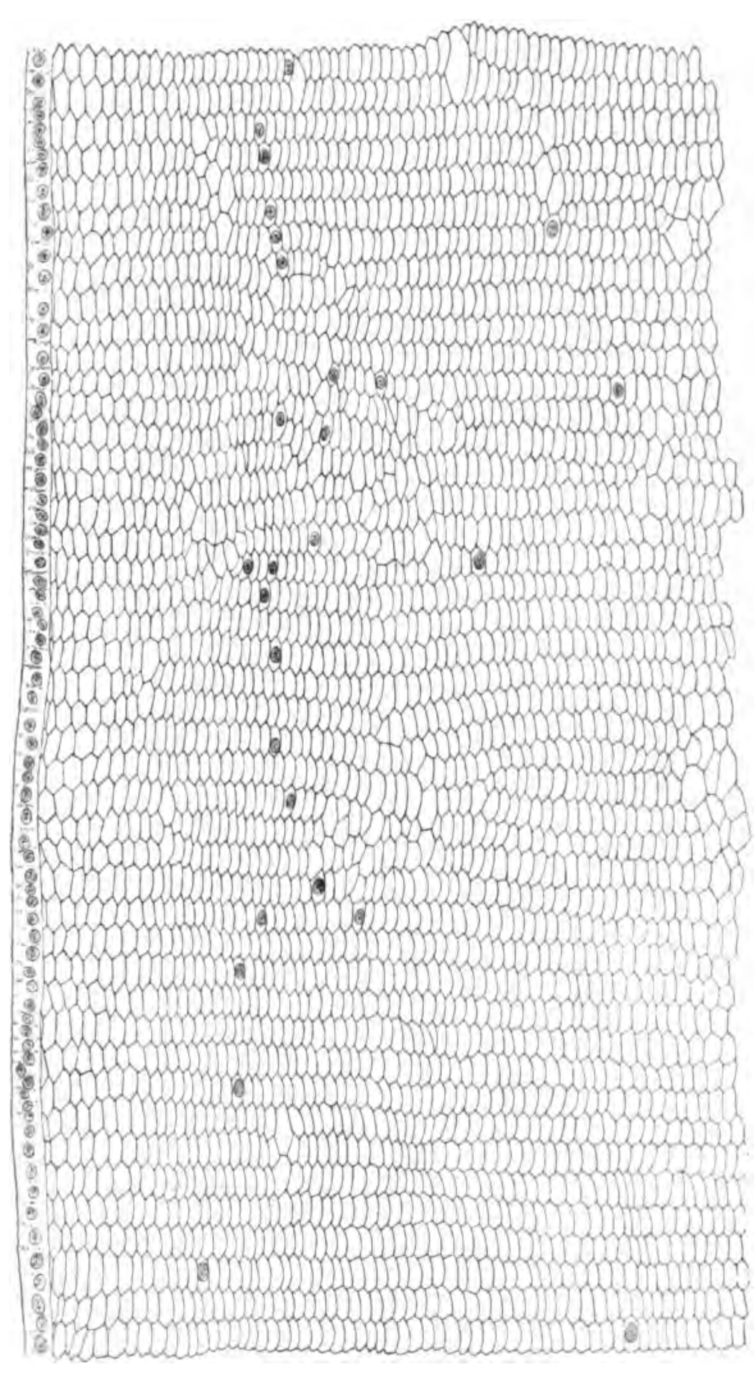


Fig. 387. Anordnung der Linsenfasern und Linsenepithelien in der Äquatorialgegend der Katze nach C. Rabl. Äquatorialschnitt. Zwischen regelmäfsig verlaufenden Lamellen Unregelmäfsigkeiten in deren Anordnung (Intercalationen). In verschiedenen Faserquerschnitten sind die Kerne getroffen; an der Oberfläche sitzt das Linsenepithel; die Linsenkapsel ist fortgelassen.

(Arnold [183]), die durch Silbernitrat in der bekannten Weise sich bräunen läfst. Zwischen den Breitseiten der Fasern, mit denen sie sich derart aneinanderlegen, dafs sie Radiärlamellen bilden, findet sich eine geringere Menge von Kitt als zwischen den kurzen Flächen



Fig. 388. Kernhaltige Linsenfasern vom Schafe. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. ca. 950fache Vergr.



Fig. 389. Kernlose Fasern aus dem Linsenkern vom Rinde. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. ca. 950fache Vergr.

(Fig. 390), wodurch nach O. Schultze ([250]) sich eine leichtere Zerlegbarkeit der Linse in zwiebelschalenartig angeordnete Blätter in der Querrichtung zu den Radialstrahlen erklärt, während Ebner ([63]) annimmt, dafs das festere Zusammenhaften an den Schmalseiten dadurch entstehe, dafs an den Kanten Unebenheiten bezw. die oben beschriebenen Zähnchen sich befinden. Nicht der Zerfall in hautartige, parallel zur Oberfläche gelegene Blätter, sondern der Aufbau aus radiären Faserlamellen ist das Wesentliche an der Linse nach C. Rabl.

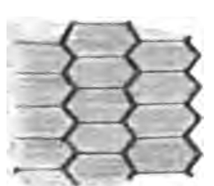


Fig. 390. Querdurchschnitt durch Fasern einer gefrorenen Linse. Mit Silbernitrat behandelt. Nach Arnold.

Die Zahl dieser Lamellen ist von der absoluten Gröfse der Linse unabhängig; bei den Säugetieren finden sich bei weitem mehr Blätter als bei den Vögeln, was zum Teil auch daher kommt, dafs die Linsenfasern der letzteren Tiere weit breiter sind als die der Mammalier. Nach Rabl hat das Pferd ungefähr 4300, das Rind 3950, das Schaf 3100, das Schwein 2500—2700, der Hund 2900 (kleine Rasse) bis 3300 (grofse Rasse), die Katze 3400—3600, die Gans 800, das Huhn 670 und die Taube 630 Lamellen. Bei jungen Tieren ist diese Zahl niedriger als bei erwachsenen.

Was den Verlauf der Linsenfasern anlangt, so gilt der allgemeine Satz, dafs eine Faser um so entfernter von einem Pole endet, je näher dem anderen sie beginnt. Die Fasern sind also meridional angeordnet und sind kürzer, als ein halber Meridian der Linse beträgt. Sie stofsen mit ihren Enden in den Nahtlinien der Linse zusammen und bilden die Linsensterne, die bei den Haustieren dreistrahlig sind. Da die Linsenfasern, die in gleicher Entfernung von der Oberfläche liegen, annähernd gleiche Länge haben, so mufs dem periphersten Punkt eines Sternstrahles an der corneaseitigen Linsenfläche, von dem irgend-

eine Faser entspringt, im gleichen Meridian an der vitrealen Fläche die tiefste Einsenkung zwischen 2 Strahlen entsprechen; und dort endet dann die angenommene Faser. Daraus wird es erklärlich, daſs die Nahtsterne der cornealen und vitrealen Fläche gegeneinander um die halbe Dicke eines Strahles verschoben sein müssen. Haben wir also beispielsweise bei der primitivsten Form an der vitrealen Fläche der Linse nur eine horizontale Naht (niedere Wirbeltiere und Embryonen der Säugetiere; Rabl [217]), so muſs ihr an der corneaseitigen Fläche der Linse eine senkrechte Naht entsprechen (Fig. 391). Dasselbe Verhalten zeigt sich natürlich bei den komplizierteren Formen, den eigentlichen Sternen, die bei unseren Haustieren dreistrahlig sind; bei diesen Tieren ist der senkrechte Strahl an der corneaseitigen Fläche nach oben, an der glaskörperseitigen nach unten gerichtet

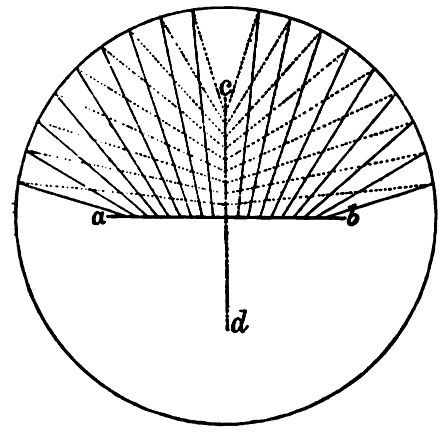


Fig. 391. Schema des Faserverlaufs von der Selachierlinse nach C. Rabl.

a—*b* Hintere horizontale Linsennaht.
c—*d* Vordere, senkrechte Linsennaht.
Die Fasern sind in ihrem Verlaufe an der hinteren (glaskörperseitigen) Linsenfläche mit vollen, an der vorderen (irisseitigen) mit punktierten Linien angegeben.

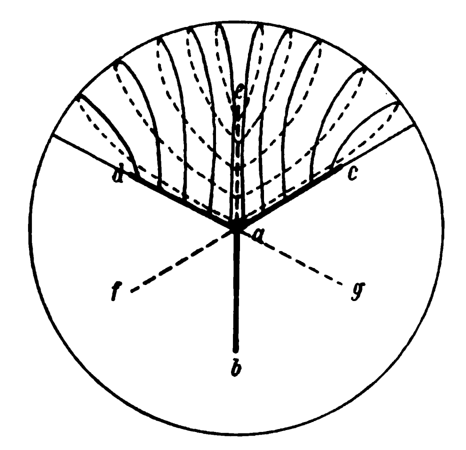


Fig. 392. Schema des Faserverlaufs der Säugetiere.
a, *b*, *c*, *d* Dreistrahliger Stern an der Linsenhinterfläche, dessen senkrechter Strahl nach unten schaut. *a*, *e*, *f*, *g* Dreistrahliger Stern an der cornealen Fläche, dessen senkrechter Strahl nach oben gerichtet ist. Die Fasern sind in ihrem Verlaufe an der vitrealen Fläche mit vollen, an der cornealen Fläche mit gestrichelten Linien angegeben.

(Fig. 392). Beim Menschen ist der Kern nur beim Embryo dreistrahlig, beim Erwachsenen viel komplizierter und oft unregelmäſsig, so daſs der corneaseitige und glaskörperseitige Stern sich nicht gleichen. Besonders interessant ist aber der feinere Verlauf der Hauptfasern der Linse und die Lagerung derselben zu den Strahlen der Sterne. Eine geringe Anzahl von Fasern zieht gestreckt, die groſse Menge aber in S förmiger Biegung von einer Fläche zur andern. Die gestreckten Fasern liegen genau in der Richtung eines Meridians. Sie verbinden das periphere Ende eines Strahles mit dem zentralen eines anderen an der gegenüberliegenden Fläche (s. oben; Fig. 392 bei *c* und *d*). Alle übrigen Fasern sind gebogen, und ihr Verlauf ist komplizierter. Liegt beispielsweise der Anfangspunkt einer solchen Faser in der Mitte eines vorderen Strahles, so wird diese Faser an der Hinterfläche ebenfalls in der Mitte enden (Fig. 392, Anfang der Faser in der Mitte zwischen *a* und *e*, ihr Ende zwischen *a* und *c*). Es wird — kurz gesagt — der End-

punkt einer Faser um so mehr von dem zentralen Ende eines Sternstrahles sich entfernen, je mehr der Anfangspunkt an der Gegenfläche sich ihm nähert, und umgekehrt. Die bezeichnete Krümmung einer solchen Faser ist um so stärker ausgeprägt, je mehr nach der Mitte eines Strahles zu die Faser beginnt. Beschreibt die Faser beispielsweise auf der vitrealen Fläche einen nach links konkaven Bogen (Fig. 392 zwischen *a* und *d*), so wird derselbe vorn ein nach rechts konkaver sein (zwischen *a* und *c*). Da an beiden Linsenflächen die meisten zu einem und demselben Strahle gehörigen Fasern mit einer dem Strahle zugekehrten Konkavität nach dem Linsenäquator hinziehen, entstehen eigenartige Wirbelfiguren, die sog. Vortices lentis, die sich natürlich nach der Zahl der Sternstrahlen richten. An fixierten Linsen treten die Nähte sehr stark hervor, in welchen die Linsenfasern mit ihren kolbigen Enden aneinanderstofsen. Man findet dort in der Kittsubstanz eine eigenartige körnige Masse aus hyalinen Kugeln gebildet, welche aus den Linsenfasern ausgetretene Fasersubstanz darstellen — Sternsubstanz — aber wohl als Kunstprodukte aufzufassen sind.

Gefäfse und Nerven fehlen der Linse.

Die Linse der Vögel ist insofern im Aufbau von der der Säuger verschieden, als an ihr eine eigentümliche Bildung auftritt, die der Linse der Säugetiere fehlt, und die wir den Ringwulst nennen (Fig. 393). Dieser Ringwulst wird dadurch gebildet, dafs die Linsenepithelien in der Gegend des Äquators zu langen, mehr oder weniger zylindrischen Fasern auswachsen. Zwischen Ringwulst und dem Linsenkern findet sich ein schmaler Spalt (Recessus), der nach Ritter (227) mit schleimiger Flüssigkeit gefüllt ist und wie der Ringwulst selbst bei der Akkommodation eine Rolle spielt. Schon Henle (114) u. a. erwähnen diesen mit Flüssigkeit gefüllten Raum. Mit C. Rabl (216), der die Linse der Vögel am genauesten untersucht hat, vor dem aber schon viele Autoren den gleichen Gegenstand behandelten, teilen wir den Ringwulst der Vögel in 3 Bezirke (Fig. 394). Der corneaseitige Abschnitt ist polwärts nicht scharf abgesetzt dadurch, dafs vom Pole zum Äquator hin die Linsenepithelien ganz allmählich höher werden und schliefslich zu langen, sechsseitigen Prismen auswachsen. In diesem Abschnitte finden sich also Zellen, deren Höhe nach dem Äquator hin gradatim zunimmt, und deren nach der Linsenachse gerichtetes freies Ende nicht kolbig verdickt ist. Der mittlere Abschnitt reicht bis hinter den Äquator und baut sich aus Zellen auf, die sehr lang sind und sowohl in ihrem Verlaufe wie am freien Ende spindel- bezw. keulenförmige Auftreibungen haben (Fig. 395). Der hirnseitige Abschnitt stellt die Brücke zu den Linsenfasern dar; diese Zellen werden rasch niedriger und breiter, ihnen fehlen meist Spindeln und Kolben, und sie gehen schliefslich wie die Linsenepithelien bei den Säugern in die Linsenfasern über. Die Zellen des Ringwulstes besitzen ausnahmslos kugelige Kerne, die in dessen mittleren Partien in mehreren Reihen übereinander liegen (Fig. 394). Der Ringwulst der Taube ist in seiner Circumferenz ungleichartig ausgebildet (Fig. 393) und besitzt aufserdem an seiner Oberfläche eine der Zahl der Ciliarfortsätze entsprechende Anzahl von Einkerbungen, die dadurch entstehen, dafs die Ciliarfortsätze bis an die Linse herantreten (Fig. 348) und an der Berührungsstelle einen Druck auf das sehr weiche Organ ausüben. An den



Fig. 393. Ringwulst der Linse der Taube nach C. Rabl.

betreffenden Stellen sind naturgemäfs auch die Kerne der Ringwulstfasern etwas in die Tiefe geschoben und die Fasern selbst wirbelartig angeordnet. Die hintersten Zellen des dritten Abschnittes des Ringwulstes sind ganz ähnlich wie die Linsenepithelien der Säuger an der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen angeordnet. Die Linsenfasern, die den Linsenkern ausmachen, lassen sich nach Rabl ebenfalls in Zentral-, Übergangs- und Hauptfasern scheiden; sie verhalten sich in bezug auf ihren Verlauf ähnlich wie bei den Säugern; die Hauptfasern sind jedoch



Fig. 394. Meridionalschnitt durch den Ringwulst und den Anfang der Kernzone des Wellenpapageis (Melopsittacus undulatus). Nach C. Rabl. ca. 95fache Vergr. Die 3 Zonen des Randwulstes sind ziemlich deutlich voneinander geschieden.



Fig. 395. Fasern aus der mittleren Zone des Ringwulstes der Taube (schematisch). Nach C. Rabl.

wesentlich breiter und schmaler. Die Kernzone der Vogellinse beschreibt ebenfalls einen Bogen, der zunächst parallel der Oberfläche der Linsenfasermasse bis etwa zur Äquatorialebene oder über diese hinaus verläuft und dann rückwärts und zentral abbiegt, um allmählich zu verschwinden. Die Linsenkapsel ist beim Haushuhn und bei der Taube in der Mitte des Ringwulstes am stärksten und scheint nicht geschichtet zu sein.

E. Das Strahlenbändchen, Zonula ciliaris (Zinnii).

Die Zonula bildet den Aufhängeapparat der Linse (cf. Fig. 327 und 328 *z*), der für die Akkommodation von grofser Bedeutung ist. Man nahm früher an, dafs das Strahlenbändchen ein hautartiges, durch eine Umwandlung der Hyaloidea des Glaskörpers entstandenes Gebilde sei (Schwalbe [253]), welches von der Gegend der Ora

serrata her bis zum Linsenrande sich ausspanne und, in dessen Nähe angelangt, in Fasern sich auflöse, die zum Teil an die corneaseitige, zum Teil an die hirnseitige Fläche und zum Teil an den Äquator der Linse sich ansetzen. Durch diesen Teil des Strahlenbändchens werde nach der Iris hin ein Raum abgegrenzt, der durch die Glaskörpergallerte und axial durch die Äquatorialteile der Linse abgeschlossen sei. Dieser Raum, der Petitsche Kanal, sei aber nicht völlig geschlossen, da er zwischen den Zonulafasern in der Linsennähe durch zahlreiche radiäre Spalten mit der hinteren Kammer zusammenhänge (Schwalbe). Zentral in der Nähe des Linsenäquators sei die Tiefe des Kanales am beträchtlichsten; peripher stelle er einen kapillaren Spalt dar. Nach Ulrich (277) und Aeby (1) soll der Raum sogar völlig geschlossen sein, also nirgends mit der Hinterkammer zusammenhängen, da die Zonula nach diesen Autoren völlig membranös ist. Aber schon Henle (112) und Michel (179) und nach ihnen viele andere Autoren leugnen die Existenz eines Kanales, und heutigen Tages ist man allgemein der Ansicht, dafs man wohl von einem Petitschen Raum, nicht aber von einem Petitschen Kanale sprechen kann (H. Virchow 279). So vergleicht schon Gerlach (86) den Petitschen Raum mit dem Fontanaschen, da nämlich nach seinen Untersuchungen die Zonula nirgends an den in Frage kommenden Stellen eine zusammenhängende Haut darstellt, sondern aus einzelnen meridional verlaufenden Fasern und Faserbündelchen besteht, die die von der hinteren Augenkammer nicht zu trennenden sog. Spatia interzonularia zwischen sich frei lassen. Gerlachs Befunde sind in neuerer Zeit vielfach bestätigt worden. Nach dieser Anschauung ist die Zonula ciliaris folgendermafsen gebaut:

Von der Pars ciliaris retinae bezw. von der Ora serrata gehen eine grofse Anzahl feinster Fasern hauptsächlich in meridionaler Richtung ab, die sich in der grofsen Mehrzahl an der Linse in der Gegend des Äquators inserieren. Die Fasern unterscheiden sich in ihren chemisch-physikalischen Eigenschaften sowohl von den leimgebenden als auch den elastischen Fasern, stehen jedoch letzteren ziemlich nahe. Der Ursprung der Fasern ist fast in das ganze Gebiet der Pars ciliaris retinae zu verlegen (Fig. 396), aber auch die Retina selbst gibt nach verschiedenen Autoren im Bereiche des Abfalls ihrer inneren Schichten an der Ora serrata zahlreiche Fasern ab. Nach Schön (244) senden die unpigmentierten Zellen der Pars ciliaris retinae in der Gegend der Ora serrata (Fig. 396 *O s*) einen gegen den Ciliarkörper gerichteten Fortsatz aus, der sich in je ein Fäserchen verwandelt. Mehrere solcher Fäserchen vereinigen sich zu dickeren, den eigentlichen Zonulafasern. Alle diese dem Epithel entspringenden Fäden bilden die unteren Zonulafasern, während über ihnen (nach innen zu) gelegen die oberen Zonulafasern hinziehen, welche aus dem Übergangsbogen der Retina an der Ora entspringen und als direkte Fortsetzungen der Elemente des Fasergerüstes der Ora anzusehen sind, also als Verlängerungen der Müllerschen Stützzellen. Da nun nach Kölliker (144), M. Schultze (248) u. a. die pigmentlosen Zellen des Ciliarteils der Retina als modifizierte Radiärfasern bezw. besser nach Schwalbe (252) u. a. als indifferente Bildungszellen der Retina aufzufassen sind und die Fortsätze dieser Zellen ebenfalls Zonulafasern bilden, so ist die Gleichartigkeit dieser „unteren und oberen“ Zonulafasern Schoens erwiesen und das Strahlenbändchen vollständig als eine epitheliale Bildung anzusehen, worauf auch Agababow (2) aufmerksam macht, der jedoch wie Topolanski (274) die Zonulafasern eine Strecke von der Ora nach vorn erst entspringen sieht. Nach Berger (26) existieren in der pigmentfreien Schicht der Pars ciliaris retinae entgegen den Funden Salzmanns (288) zwei Zellarten; es finden sich zwischen indifferenten zylindrischen Zellen sog. Stützfasern, die denen der Pars optica in mancher Beziehung gleichen und die an der inneren Oberfläche befindliche Glashaut bilden. Auch Terrien (272) hat nachgewiesen, dafs in dieser Schicht

zwischen den indifferenten mehr oder weniger zylindrischen Epithelien Zellgebilde vorkommen, die den Müllerschen Stützzellen der Pars optica retinae entsprechen, und die einesteils die Basalmembran an der äufseren und inneren Oberfläche der doppelten Epithelschicht bilden, anderenteils aber sich direkt in die Zonulafasern fortsetzen; demnach wären die Zonulafasern Teile modifizierter Gliazellen und ectodermaler Herkunft, worauf auch Agababows Färberesultate ([2]) hinweisen. Dieser Ansicht schliefsen sich C. Rabl ([217]) und O. Schultze ([250]) an. Andere Autoren erklären die Zonulafasern für cuticulare Bildungen, ausgehend von der die Pars ciliaris retinae überziehenden Glashaut (Schwalbe [253], Salzmann [288], Ebner [68], Graf Spee [257]). Auch diese Definition kann man nur für eine ectodermale Herkunft der Zonulaelemente verwerten, da die Glashaut als Cuticula und als direkte Fortsetzung der Membrana limitans interna retinae doch zu den Epithelzellen gehört. Nach Retzius ([234]) und ähnlich auch nach Czermak ([50]) soll diese Cuticula jedoch die Fortsetzung der Hyaloidea des Glaskörpers sein und entwicklungsgeschichtlich nichts mit der Retina zu tun haben.

Der Verlauf der Zonulafasern ist folgender: In den Anfangsteilen an der Grenze zur Ora serrata (Fig. 396 *O s*) liegen die Fasern dicht gedrängt der Epithelschicht der Pars ciliaris retinae innen an, eine nach der Linse hin allmählich dicker werdende Schicht bildend, der innen die irisseitige Grenzschicht (Fig. 396 *v G*) des Glaskörpers folgt. Bald heben sich die Fasern von der Epithelschicht etwas ab und ziehen, im Orbicularraume der Hinterkammer gelegen, zum Teil fest an der Grenzschicht des Glaskörpers haftend und von zahlreichen Glaskörperfasern umsponnen (Salzmann [288]), in meridionalem Verlaufe nach den Ciliarfortsätzen (Fig. 396 *P r*) hin. Dort treten sie nach Aufteilung in einzelne der Zahl der Ciliartäler entsprechende Bündel in die Recessus camerae posterioris (Kuhnt) oder die intervillären Räume (Berger [26]) ein. Nur die innersten Fasern halten sich in ihrem Verlaufe dicht an den Glaskörper und ziehen zwischen diesem und dem freien Rande der Ciliarfortsätze hin. Die genannten Räume sind kanalartig am freien Rande der Ciliarfortsätze dadurch geschlossen, dafs der Glaskörper sich mit seiner irisseitigen Grenzschicht derart dicht anlagert, dafs das Glaskörpergewebe sich zwischen die Ciliarfortsätze noch ein Stück nach aufsen einschiebt, im senkrecht zum Ciliarkörper geführten Schnitt also bogenförmig sich zwischen die Processus vorwölbt. An dem zentralen Ende der Ciliarfortsätze treten die Fasern zwischen denselben hervor, gelangen in den circumlentalen Teil der Hinterkammer und inserieren sich schliefslich an der Linsenkapsel. Auf dem Wege dahin werden die Zonulafasern vom Ursprung ab durch gegenseitige Verschmelzung allmählich stärker; sie legen sich zu glatten Bändern zusammen, an denen die gröberen Fasern in Form einer Streifung noch sichtbar sind (Czermak [50], Salzmann [288]). Darauf lösen sie sich zu einzelnen Bündeln auf, und dicht an der Linse zerfallen die frei gewordenen gröberen Fasern schliefslich büschelförmig in ihre Fibrillen, die an der Oberfläche der Linsenkapsel eine besondere streifige Lage, die Zonulalamelle Bergers ([27]), bilden. An der corneaseitigen Linsenfläche ist der Insertionsbezirk breiter als an der vitrealen; corneaseitig endet er mit einer Zickzacklinie. Dafs auch bei Tieren die Fasern in ähnlicher Weise

sich an die Linse ansetzen, berichtet H. Virchow ([279]). An dicken Meridionalschnitten erscheint uns das Strahlenbändchen im Circumlentalraum der Hinterkammer dreieckig mit linsenwärts gerichteter Basis und ciliarkörperseitiger Spitze (vergl. Fig. 396). Diese Form kommt dadurch zustande,

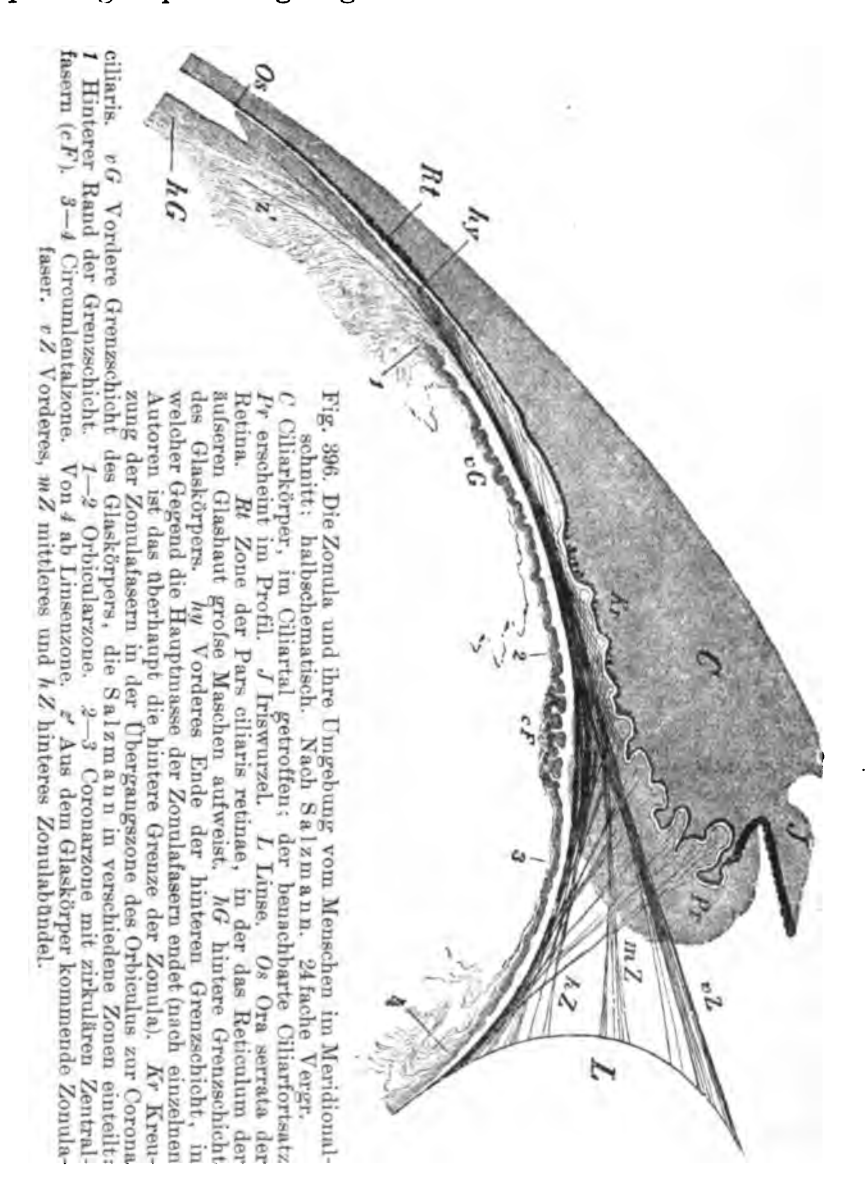


Fig. 396. Die Zonula und ihre Umgebung vom Menschen im Meridionalschnitt; halbschematisch. Nach Salzmann. 24fache Vergr. *C* Ciliarkörper, im Ciliartal getroffen; der benachbarte Ciliarfortsatz *Pr* erscheint im Profil. *J* Iriswurzel. *L* Linse. *Os* Ora serrata der Retina. *Rt* Zone der Pars ciliaris retinae, in der das Reticulum der äufseren Glashaut grofse Maschen aufweist. *hG* hintere Grenzschicht des Glaskörpers. *hy* Vorderes Ende der hinteren Grenzschicht, in welcher Gegend die Hauptmasse der Zonulafasern endet (nach einzelnen Autoren ist das überhaupt die hintere Grenze der Zonula). *Kr* Kreuzung der Zonulafasern in der Übergangszone des Orbiculus zur Corona ciliaris. *vG* Vordere Grenzschicht des Glaskörpers, die Salzmann in verschiedene Zonen einteilt: *1* Hinterer Rand der Grenzschicht. *1—2* Orbicularzone. *2—3* Coronarzone mit zirkulären Zentralfasern (*cF*). *3—4* Circumlentalzone. Von *4* ab Linsenzone. *z'* Aus dem Glaskörper kommende Zonulafaser. *vZ* Vorderes, *mZ* mittleres und *hZ* hinteres Zonulabündel.

dafs die Zonulafasern sich schon vor dem Hervortreten aus den Ciliartälern zu einzelnen Hauptzügen auflösen, die einesteils zur cornealen Fläche der Linse, zum anderen zur Äquatorialgegend und endlich zur vitrealen Linsenfläche als vorderes (*v Z*), mittleres (*m Z*) und hinteres Bündel (*h Z*) hinziehen. Das hintere Bündel, das in stark corneaseitig konvexem Bogen verläuft, wird durch zahlreiche Fasern verstärkt, die, vom corneaseitigen

Teile der Ciliartäler kommend, in tangentialer Richtung an den Bogen herantreten (Salzmann [288]). Diese weit corneaseitig an den Ciliarfortsätzen entspringenden Fasern kreuzen naturgemäfs die Fasern des vorderen und mittleren Bündels, wie es schon Schoen ([243]) u. a. nachgewiesen haben. Neben diesen von Czermak ([50]) als orbiculo- und ciliocapsuläre Fasern bezeichneten Fäden unterscheidet man nach demselben Autor noch solche, die vom Orbiculus ciliaris entspringen und entweder (in geringer Anzahl) an diesem oder am Faltenkranz selbst enden (orbiculociliare Fasern) und endlich solche, die von einem Ciliarfortsatz zum anderen ziehen (inter-, intraciliare Fasern). Die orbiculociliaren Fasern beschreibt auch Salzmann ([288]). Diese senken sich, vom Orbiculus kommend, in den Anfangsteilen der Faltengegend des Ciliarkörpers in dessen innere Glashaut ein und kreuzen sich demgemäfs mit den dort entspringenden Fasern, die linsenwärts ziehen (Fig. 396 bei *Kr*). Nach Berger ([26]), Ulrich ([277]) u. a. entspringen gewisse Zonulafasern nicht an der Pars ciliaris retinae, sondern im Glaskörper, was Topolanski ([274]) und Graf Spee ([257]) für unwahrscheinlich halten. Retzius ([224]) beobachtete rückläufige Fasern, die ebenfalls in den Glaskörper einstrahlen, und auch Salzmann ([288]) beschreibt Einsenkungen von Zonulafasern in das Corpus vitreum. (Fig. 396 *z'*.) Über die genaueren Verhältnisse der Zonula unserer Haustiere ist nur sehr wenig bekannt. Angelucci ([9]) fand in bezug auf die Stärke der Fasern einige Unterschiede. Nach ihm sind die des Menschen, des Pferdes und der Raubtiere dicker als die der Wiederkäuer und der Nager.

Die Zonula des Vogels hat nach Beer ([25]) im wesentlichen ein gleiches anatomisches Verhalten wie die der Säuger; sie weicht nur dadurch ab, dafs die Ciliarfortsätze als ihre Ursprungsstätte bis an die Linse heranreichen und mit der Linsenkapsel fest verbunden sind (Fig. 343). Ein Meridionalschnitt durch ein Ciliartal ergibt ein den Säugern ähnliches Bild, jedoch mufs ein Circumlentalraum in einem den Ciliarfortsatz treffenden Schnitte vollständig verschwinden; die den Recessus cam. post. entsprechenden Räume sind jedoch zugegen, in denen ein kleiner Teil der Fasern, die von der Ora serrata, hinzieht, während die Hauptmenge der Zonulafasern der Vögel von den die Ciliarfortsätze bedeckenden Epithelien der Pars ciliaris retinae entspringen (Pflugk [211]).

F. Der Glaskörper, Corpus vitreum.

Der Glaskörper (Fig. 327 *y*) füllt den gesamten Raum hinter der Iris und dem Ciliarkörper aus, der nicht von der hinteren Kammer und der Linse eingenommen ist. Er besitzt gallertige Konsistenz. Die Form ist die einer Kugel, die am vorderen Pole eine Vertiefung besitzt zur Aufnahme der hinteren Konvexität der Linse, die Fossa patellaris s. hyaloidea. Der gröfere Teil der übrigen Oberfläche liegt der Membrana limitans interna der Retina fast an; nur von der Ora serrata ab linsenwärts ist der Glaskörper von der inneren Augenhaut abgedrängt, und zwar durch die hintere Augenkammer mit der Zonula und den Spatia interzonularia. Dieser Raum ist nach Salzmanns Untersuchungen ([283]) in dem am Orbiculus ciliaris gelegenen Teile durch reichliche Verbindungsfäden vom Glaskörper zur Grenzhaut der Pars ciliaris retinae erfüllt (Fig. 396 in der Höhe von *hy*) und somit in seinen peripheren Teilen gegen den Glaskörper nicht scharf abgegrenzt. Er führt vielmehr durch den Zonularspalt der Grenzschicht (s. S. 523) in das Innere des Glaskörpers.

Die Glaskörpermasse stellt ein eigenartiges Gewebe dar, über dessen Herkunft man heute noch nicht völlig im klaren ist. An ihrem Aufbau hat das Wasser mit 98 Volumenprozenten den gröfsten Anteil. Es ist das die sog. Glaskörperflüssigkeit, Humor vitreus. Diese ist wie ein

Bluttransudat zusammengesetzt und fliefst nach Einschnitten in das Corpus vitreum langsam ab, einen festeren Rest zurücklassend, der ziemlich resistent ist, wie H. Virchow ([278] u. [285]) durch Belastungsversuche gezeigt hat. Das Glaskörpergewebe ist nun aber nicht eine gleichmäfsige Masse ohne jede Struktur, vielmehr lassen sich, wie Bowman ([81]) zuerst gesehen hat, feinste runde Fäden in ihm nachweisen, die oft gekörnt erscheinen und im Kern des Glaskörpers (Fig. 397) die Struktur eines lockeren Wattebäuschchens nachahmen (Salzmann [288]). Man unterscheidet nämlich am Glaskörper die oberflächliche, derbere, aus zarten Fasern aufgebaute Grenzschicht und die von ihr eingeschlossene, aus feineren Fäden bestehende Kernsubstanz von weicherer Konsistenz.



Fig. 397. Fädenwerk des Glaskörpers vom Menschen nach Retzius. Müllersche Flüssigkeit. ca. 500fache Vergr.

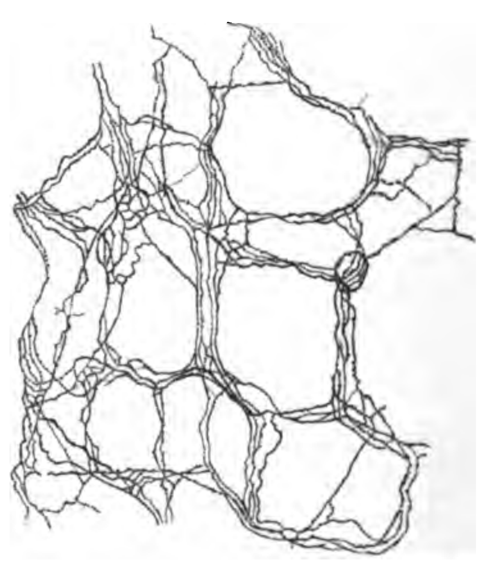


Fig. 398. Fädenwerk des Glaskörpers aus den zentralen Teilen hinter der Linse mit weiteren Maschen; von demselben Auge wie Fig. 397. Nach Retzius. ca. 500fache Vergr.

Beide Schichten sind nicht scharf voneinander getrennt, gehen vielmehr allmählich ineinander über. Es läfst sich die Grenzschicht etwa mit der Rinde am Brote vergleichen. Beide Teile sind aus Fäden aufgebaut, die uns vor allem durch H. Virchow ([280] u. [285]) und Retzius ([224]) bekannt geworden sind. In der Kernsubstanz laufen die Fäden regellos durcheinander und strahlen an gewissen Knotenpunkten zu vielen zusammen (Fig. 397). In der Nähe der Oberfläche ordnen sie sich zu lamellenartigen Lagen an, indem die Fasern dort vorwiegend äquatorial verlaufen (Salzmann [288]). So entsteht an der Oberfläche die erwähnte Grenzschicht des Glaskörpers, die nach Ebner ([68]) nur vor der Ora serrata, also an der Grenze zur hinteren Kammer mit der Zonula und zur Linse hin deutlich als vordere Grenzschicht (Fig. 396 *v G*) sich abhebt, und die viele Autoren auch als Membrana hyaloidea bezeichnen. An der cornea-seitigen Begrenzung des Glaskörpers ist aber diese Schicht nicht gleichmäfsig ausgebildet. Retzius sah vielmehr nach der Linsengrube hin von der Grenzschicht mehr und mehr Fasern ins Innere des Glaskörpers abgehen,

so dafs dort nach diesem Autor eine Grenzschicht fehlen, ja sogar ein weniger dichtes Geflecht als zentral bestehen soll (Fig. 398). Salzmann konnte dies Verhalten jedoch nur am vitrealen Linsenpol beobachten. Im übrigen gelang es ihm aber, für den Menschen nachzuweisen, dafs auch im Bereiche der Pars optica retinae eine Grenzschicht existiert, die hintere (Fig. 396 *h G*), die durch eine dichtere Verfilzung der Elemente gebildet wird. Die hirnseitige Grenzschicht steht aber mit der corneaseitigen (Fig. 396 *vG*) nicht in einem direkten Zusammenhange, sondern es bleibt in der Gegend der Ora serrata ein Raum mit weniger dichtem Filzwerk bestehen, in den eine Anzahl von Zonulafasern (Fig. 396 *z'*) sich einsenken. Diesen Raum nennt Salzmann den Zonularspalt der Grenzschicht (Fig. 396 zwischen *hy* u. *1*). Auch an der Peripherie des zentralen Canalis hyaloideus, der in der embryonalen Zeit die zur Linsenumgebung hinziehende Arteria hyaloidea birgt, also von der Papilla optica etwa zum vitrealen Linsenpole hinzieht, findet sich eine Verdichtung des Glaskörpergewebes.

Verschiedene Autoren (Schwalbe [252], Aeby [1] u. a.) glauben, dafs der gesamte Glaskörper abgesehen von der Grenzschicht von einer Membran umhüllt ist, die in der Gegend der Pars optica der Sehhaut die einzige Grenzschicht zwischen Glaskörper und Retina darstelle und dem Glaskörpergewebe fest anhafte. Ich schliefse mich den anderen Autoren an, die diese Grenzlamelle zur Retina rechnen; es ist das die Membrana limitans interna der Retina. Diese setzt sich in der Gegend der Ora serrata als innere Glashaut auf das Epithel der Pars ciliaris retinae fort. Demnach besitzt der Glaskörper also keine besondere Membran, sondern nur eine mehr oder weniger ausgesprochene Verdichtung des Fädenwerks an seiner Oberfläche, die besonders deutlich an der Grenze zur Hinterkammer ausgeprägt ist, die Grenzschicht.

Neben den Fäden finden sich im Innern des Glaskörpers beim ausgewachsenen Tiere keine zelligen Elemente. Nur dicht unter der Oberfläche sitzen solche, die wohl alle den Leukocyten zuzurechnen sind. Iwanoff ([182]) hat drei verschiedene Formen unterschieden: runde, stern- oder spindelförmige und runde, mit Vacuolen versehene Zellen. Auch H. Virchow ([281] u. [287]) und Retzius ([224]) fanden an der gesamten Oberfläche des Glaskörpers spindelförmige oder reichlich verzweigte, abgeplattete Zellen mit einem oder mehreren Kernen; diese rechnet Virchow aber nicht den Wanderzellen zu.

Der Glaskörper des Vogels zeigt histologisch nichts Besonderes.

II. Die Schutz- und Hilfsorgane.

Von den Schutz- und Hilfsorganen des Auges kommen hier bei der histologischen Betrachtung nur die Augenlider, die Tränenkarunkel und der Tränenapparat in Betracht, die einer allgemeinen Besprechung wie der Bulbus nicht bedürfen.

1. Die Augenlider, Palpebrae.

Der Bulbus ist in seinen lidseitigen Abschnitten von einer kutanen Schleimhaut überzogen, die mehr oder weniger weit vom Corneoscleralbord von der Sclera auf zwei



Hautfalten überspringt, welche das obere und untere Augenlid, Palpebra superior und inferior, darstellen. An dem freien Rande der Lider geht die erwähnte Schleimhaut — die Bindehaut, Conjunctiva — in die Cutis der Lider über. Entwicklungsgeschichtlich stellt die Bindehaut einen Abschnitt der äufseren Decke dar; diese rückt durch Gegeneinanderwachsen zweier Hauterhebungen, die sich über und unter dem am Auge gelegenen Hautteile ausbilden, in die Tiefe, und die beiden Falten wachsen so weit über den Bulbus hinweg, dafs sie sich berühren und schliefslich sogar in der Epithelschicht miteinander verschmelzen. Erst später (bei Carnivoren mehrere Tage nach der Geburt) löst sich diese Verlötung, und es entsteht die bleibende Lidspalte, die vom freien Rande der beiden Lider und im nasalen und temporalen Lidwinkel, Angulus s. Canthus palpebrarum nasalis u. temporalis, durch Vereinigung derselben begrenzt wird. Bei allen Haustieren aber findet sich am nasalen Winkel noch eine 3. Falte, eine reine Conjunctivalfalte, die durch einen platten Knorpel (Blinzknorpel) gestützt wird, das dritte Augenlid, die Palpebra tertia, die beim Menschen zur kleinen, meist knorpelfreien Plica semilunaris verkümmert. Oberes und unteres Augenlid werden von oben nach unten bezw. umgekehrt bewegt, das dritte Lid kann, unter den anderen gelegen, vom medialen (temporalen) Augenwinkel weit über den Bulbus vorgeschoben werden. Bei den Säugetieren ist das obere Lid bei weitem das gröfsere und dessen Bewegungsfähigkeit stärker als die des unteren.

a) Palpebra superior und Palpebra inferior.

Mit der Basis und den Seitenteilen sind die Lider an die Umgebung festgeheftet, nur der freie Rand, Limbus palpebrae, der am oberen Lide sehr stark, am unteren schwach konkav verläuft, ist beweglich. Der Lidrand ist nicht abgerundet, sondern zeigt 2 parallel verlaufende Kanten, die äufsere und die innere Lidkante, Margo palpebralis externus und internus. Zwischen beiden liegt der ziemlich flache intermarginale Saum, in welchem sich die Lider beim Schlufs der Spalte berühren. Als Stütze dient den Lidern eine sehnige Bindegewebslage in der Mittelschicht, die Lidfascie, welche in der Hauptsache vom Heber des oberen Lides bezw. einer sehnigen Abzweigung des unteren geraden Augenmuskels abstammt und in der Nähe des Lidrandes vor allem beim Menschen und den nächststehenden Affen an eine derbe, steife Platte, die Lidplatte, den Tarsus, stöfst, die dem Lidrande die Steifung verleiht. Darnach trennt man den tarsalen von dem orbitalen Teile des Lides ab. (Über die Verhältnisse bei den Tieren s. unten.) Nach aufsen wird diese zentrale Bindegewebsschicht von der dünnen, feinbehaarten, mit den Lidfurchen ausgestatteten äufseren Haut mit ihrem Hautmuskel, dem Orbiculus palpebrarum, überzogen, der kreisförmig um die Lidspalte angeordnet ist und das Öffnen und Schliefsen derselben besorgt. Innen liegt ihr die Conjunctiva an, und der Lidrand bildet die Umschlagsstelle für beide. In der Gegend der äufseren Lidkante sitzen bei allen Tieren im oberen Lide in 3—4facher Reihe hintereinander die dicken langen Augenwimpern, Cilien, die im unteren dagegen nach meinen Untersuchungen nur bei den Wiederkäuern deutlich von den übrigen Haaren sich abheben, in der Hauptsache aber kürzer und feiner sind als im oberen Lide. Bei den übrigen Tieren sind sie in der Palpebra inferior rudimentär, wie es schon Eichbaum (65), Hajnal (104) und Bayer (21) für das Pferd angeben, und heben sich beim Schweine und den Fleischfressern von den Deckhaaren, die in der Gegend des Lidrandes besonders fein sind, nicht ab, während sie beim Pferde immerhin deutlich unterscheidbar sind. An der inneren Lidkante findet sich eine bei den einzelnen Tieren verschiedene Anzahl von feinen Punkten, die bei genauer Betrachtung als Ausmündungsstellen von Kanälen zu erkennen sind, als die Mündungsöffnungen der Tarsaldrüsen, welche ihrerseits an der Innenfläche des Lides durch die Conjunctiva als gelbliche Streifen durchschimmern. Beim Pferde kommen sie nach Ellenberger-Baum (66) in der Anzahl von 45 bis 60 im oberen Lide, im unteren in einer solchen von 30 bis 35 vor; in den mittleren Partien des Lides sind sie am längsten, nach den Lidwinkeln hin nehmen sie allmählich an Länge ab. Soweit die Conjunctiva die Lidplatte überzieht, ist sie straff gespannt und wird Conjunctiva tarsalis genannt; ihr schliefst sich lidbasiswärts die mehr oder weniger gewulstete Conjunctiva orbitalis an, die am Fornix conjunctivae auf den Bulbus sich umschlägt und als Conjunctiva sclerae bis zum Corneoscleralrande hinzieht, wo sie die Propriaschichten alle verliert und zur mehrschichtigen Epithelschicht reduziert als Pars conjunctivalis (s. S. 429) die Cornea überzieht.

Mikroskopisch sind am Lide folgende Schichten zu besprechen:

1. Die äufsere Haut mit den Cilien bis zum Übergang an der inneren Lidkante, 2. der Musculus orbicularis mit dem Riolanschen Muskel, 3. die zentrale Bindegewebsschicht (Lidfascie), 4. der Tarsus mit den



Tarsaldrüsen und dem Tarsalmuskel und 5. die Bindehaut. Die Schilderung der einzelnen Teile gebe ich auf Grund eigener Untersuchungen ([299] und [300]).

Die an elastischen Fasern ziemlich reiche äufsere Haut des Lides ist mit Ausnahme der des Schweines, bei dem die groben Haare, Pili, weit auseinander stehen (vergl. Fig. 399, *1* u. 400, *1*), fein und dicht behaart und dementsprechend auch mit kleinen Haarbalgdrüsen (Gland. sebaceae) ausgestattet. Nur das Schwein hat wiederum stark ausgebildete Talgdrüsen, und auch die Schweifsdrüsenkörper (Gland. sudoriferae, Fig. 400, *2*) sind bei weitem gröfser als die der anderen Tiere (Fig. 399, *2*). Beim Pferde bilden die Knäueldrüsen ein mehr oder weniger zusammenhängendes Lager, bei den Wiederkäuern dagegen liegen die Drüsen weit auseinander; sie sind nur schwach geschlängelt und kaum aufgewunden, was mit den Angaben Ellenberger-Günthers ([64]) über das Verhalten der Schweifsdrüsen des Rindes im allgemeinen vollkommen übereinstimmt. Beim Hunde sind wie beim Menschen (Moll [198]) die Drüsen im unteren Lide besser ausgebildet als im oberen. Nach der äufseren Lidkante hin hören die Deckhaare auf, und an ihre Stelle treten die Wimpern, Ciliae (Fig. 399 u. 400, *3*), die als mächtig entwickelte und wesentlich tiefer eingepflanzte Haare zu betrachten sind (s. a. S. 524). Zu ihnen gehören auch stärker ausgebildete Haarbalgdrüsen, Zeissche Drüsen, und gröfsere Schweifsdrüsen, Glandulae ciliares, Mollsche Drüsen (Fig. 399 u. 400, *4*). Eine stärkere Schlängelung und ein weiteres Lumen den übrigen Glandulae sudoriferae gegenüber, wie es für den Menschen angegeben wird, kann nicht bei allen Tieren gefunden werden. In der Haut des unteren Lides sitzen beim Pferde nach Ellenberger-Baum ([66]) eine grofse Anzahl von Sinushaaren, die auch bei anderen Tieren zugegen sind. Mit den Cilien hören am Lidrande, der dichte Geflechte elastischer Fasern enthält, die Haare und Drüsen in der äufseren Decke auf, und es zieht ein Epithel über den intermarginalen Raum, an welchem eine stärkere Schichtung und ein deutlicherer Papillarkörper in die Augen fällt (Fig. 399). Oft ist auch diese Epithelschicht, vor allem in den tieferen Lagen, der Sitz einer reichen Pigmentation, die bis über die innere Lidkante in das Epithel der Conjunctiva tarsalis hinein sich erstrecken kann. An der inneren Lidkante ist eine rasche Verringerung der Schichtenzahl im Epithel zu bemerken, meist aber setzt der Übergang des echten cutanen Epithels in das für jede Tierart charakteristische Conjunctivalepithel noch nicht ein (s. unten).

Die lockere fettfreie Subcutis ist nur schwach ausgebildet und geht ohne Grenze in das interfasciculäre Gewebe des quergestreiften Musculus orbicularis palpebrarum, des Kreismuskels der Lidspalte (Fig. 399, *5*) über. Die Fasern dieses platten Muskels verlaufen rings um die Lidspalte herum und bilden bei Schaf und Ziege an jedem Lide zwei Platten, deren eine nahe am Lidrande und parallel zu ihm verläuft, während die andere in geringer Entfernung von den Lidwinkeln in einem zum Lidrande stark konkaven Bogen sich von ersterer entfernt, um erst in der Nähe des anderen Lidwinkels sich wieder mit ihr zu vereinigen. Beide Bündel sind durch einen breiten Bindegewebszug voneinander getrennt. Fig. 399 zeigt nur den lidrandseitigen Muskelzug. Bei den Tieren, bei welchen der Orbicularis bis nahe an das Epithel des intermarginalen

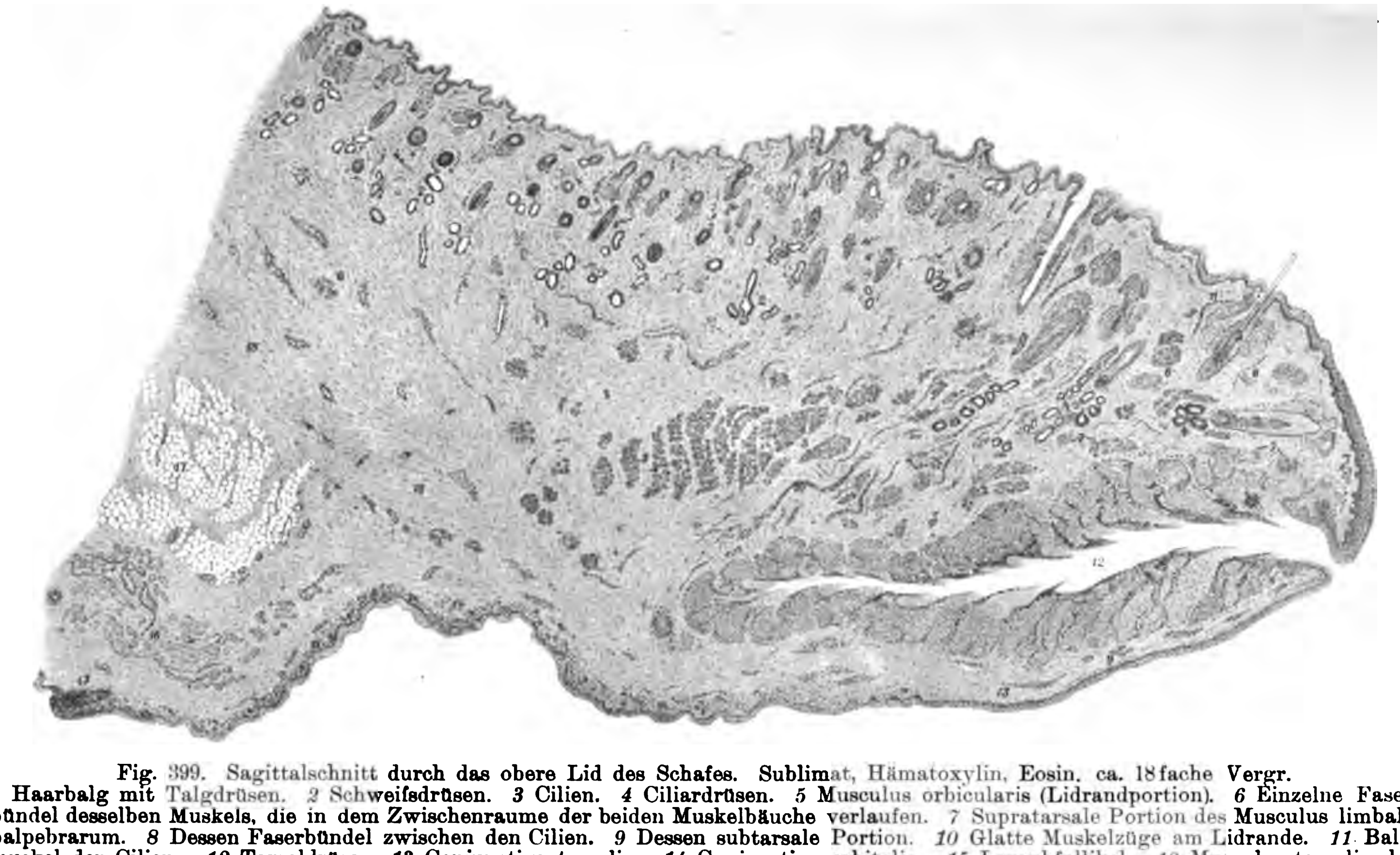


Fig. 399. Sagittalschnitt durch das obere Lid des Schafes. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. ca. 18fache Vergr. *1* Haarbalg mit Talgdrüsen. *2* Schweißdrüsen. *3* Cilien. *4* Ciliardrüsen. *5* Musculus orbicularis (Lidrandportion). *6* Einzelne Faserbündel desselben Muskels, die in dem Zwischenraume der beiden Muskelbäuche verlaufen. *7* Supratarsale Portion des Musculus limbalis palpebrarum. *8* Dessen Faserbündel zwischen den Cilien. *9* Dessen subtarsale Portion. *10* Glatte Muskelzüge am Lidrande. *11* Balgmuskel der Cilien. *12* Tarsaldrüse. *13* Conjunctiva tarsalis. *14* Conjunctiva orbitalis. *15* Lymphfollikel. *16* Musculus tarsalis, begleitet von *17* Fettgewebe. *18* Lidfascie (zentrale Bindegewebsschicht).

Saumes herantritt und dort meist den Tarsaldrüsen dicht aufliegt, wird ein Teil dieses Muskels durch die tiefeingepflanzten Bälge der Cilien mehr oder weniger deutlich vom Hauptmuskel abgetrennt. Dieses Bündel ebenfalls zirkulär verlaufender Muskelfasern stellt den Lidrandmuskel, den Musculus ciliaris oder besser den Musculus limbalis palpebrarum dar und wird nach dem Entdecker auch Riolanscher Muskel (Fig. 399, *7*) benannt; er kommt gut ausgeprägt nur bei den Wiederkäuern vor. Beim Rinde jedoch findet sich auch jenseits, d. h. conjunctivawärts von den Tarsaldrüsen, ein flaches Band gleichgerichteter Fasern, wie ähnlich beim Menschen von Moll ([198]) u. a. jenseits der

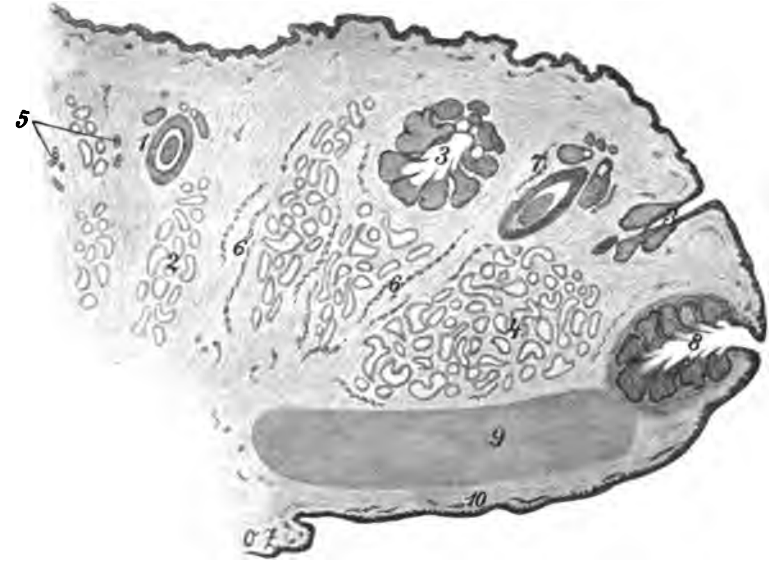


Fig. 400. Sagittalschnitt durch das obere Augenlid vom Schweine (schematisch gehalten). Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. Schwache Vergröfserung.
1 Haarbalg mit Talgdrüsen. *2* Schweifsdrüse. *3* Cilien mit Talgdrüsen. *4* Ciliardrüse. *5* Die am meisten lidrandwärts gelegenen Fasern des Musc. orbicularis. *6* Glatte Muskelzüge am Lidrande. *7* Balgmuskel einer Cilie. *8* Kurze, posthornartig gebogene Tarsaldrüse von der Tarsalkapsel umgeben. *9* Die hinter dem Tarsus gelegene plattenartige Bindegewebslage. *10* Conjunctiva tarsalis.

Ausführungsgänge der Tarsaldrüsen einzelne Muskelzellen beschrieben wurden. Bei diesem Tiere kann man demnach von einer supra- oder hypertarsalen und von einer sub- oder hypotarsalen Portion des Lidrandmuskels sprechen. Das obere Lid des Schafes zeigt die gleichen Verhältnisse, jedoch ist dort die subtarsale Portion nur durch einige Muskelfasern vertreten (cf. Fig. 399, *9*). Nach Klodt ([141]) soll dem Rinde ein Lidrandmuskel fehlen. In der ganzen Tarsalgegend finden sich im interfasciculären Gewebe des Musculus orbicularis oder, wenn dieser nicht so weit lidrandwärts vordringt, in der zentralen Bindegewebsschicht schräg etwa vom Tarsaldrüsenende zu der äufseren Lidkante hin verlaufende Bündel glatter Muskulatur (Fig. 399, *10* u. 400, *6*), die mehr oder weniger dicht liegen und nur den Fleischfressern und dem unteren Lide des Rindes fehlen. Von diesen glatten Zügen treten beim Pferde, dem Schweine (Fig. 400, *7*) und den Wiederkäuern

(Fig. 399, *11*) einzelne zu den Cilien hin und bilden die dem Menschen und den Fleischfressern fehlenden Balgmuskeln der Wimpern.

Von dem derben Bindegewebe der stark elastischen Lidfascie (Fig. 399, *18*) ist nichts Besonderes zu sagen; es finden sich in ihr conjunctivawärts oft gröfsere Mengen Fettes (Fig. 399, *17*) und der Musculus tarsalis s. palpebralis (Fig. 399, *16*), eine Abzweigung des Musc. levator palpebrae superioris im oberen, bezw. des Musc. rectus ventralis im unteren Lide. Seine Fasern verlaufen also in der Richtung von der Lidbasis zum Lidrande hin, d. h. sagittal. Mehr oder weniger weit vom Tarsus entfernt geht der Muskel in seine Sehne über, die äufserst reich an elastischen Fasern ist und sich an dem dem Limbus palpebrae abgewendeten Rande des Tarsus inseriert. Dieser von Heinrich Müller([199]) entdeckte Muskel baut sich beim Menschen nur aus glatten Elementen auf, ein Verhalten, welches der Muskel im unteren Lide auch bei allen Haustieren zeigt; im oberen Lide dagegen hat nur das Pferd einen total aus glatten Zellen zusammengesetzten Musculus tarsalis, während bei den übrigen Tieren die organischen Muskelzellen zum kleineren oder gröfseren Teile durch quergestreifte ersetzt sind (Zietzschmann [299]).

Was den Tarsus anlangt, so kommt ein solcher nach Eggeling ([64]) nur beim Menschen und den Primaten vor, während er den übrigen Säugetieren, also auch den Haussäugern, fehlen soll. Nur beim Hunde sah er eine Andeutung eines solchen in Form einer derberen, bindegewebigen Kapsel. Dasselbe habe ich ([300]) auch bei allen anderen Haustieren gefunden. Es ist also immer ein Tarsus zugegen; allerdings ist dieser dem der Quadrumanen gegenüber wesentlich geringer ausgebildet. Er stellt nur eine die Tarsaldrüsen dicht umhüllende, derbe, aber undeutlich von der Umgebung abgesetzte Platte dar, die dadurch entsteht, dafs die einzelnen derberen, rein bindegewebigen Drüsenkapseln miteinander zu einer Einheit verschmelzen. Eine Sonderstellung nimmt das Schwein ein, bei dem die Tarsaldrüsen sehr kurz sind. Um dieselben herum findet sich ebenfalls die dichte Kapsel; dieser schliefst sich aber, wie Fig. 400 deutlich halbschematisch zeigt, eine breite, derbe, lidbasiswärts gerichtete Bindegewebsplatte an (Fig. 400, *9*), die mit dem Tarsus selbst aber kaum in Verbindung steht und histologisch dem „Knorpel“ des unteren Lides der Vögel sehr ähnelt (s. unten). Im Tarsus liegen die Tarsaldrüsen oder Meibomschen Drüsen (Fig. 399, *12* und 400, *8*), welche die Lidplatte in ihrer ganzen Breite durchsetzen und an der inneren Lidkante nach aufsen münden. Sie sezernieren eine talgartige Masse, die Augenbutter, und gleichen in ihrem feineren Aufbau den Talgdrüsen der Haut. Sie sind aber insofern von diesen verschieden, als die Glandulae tarsales langgestreckte, mehr oder weniger zapfenartige (Pferd, Schaf, Fleischfresser) oder stärker gebogene (Rind, Ziege) oder kurze, waldhornförmige (Schwein) Gebilde darstellen. Sie bergen in ihrer Achse einen zentralen Kanal, den Achsenkanal (Fig. 399, 400 u. 401 *b*), der einen gemeinsamen Ausführungsgang darstellt. Um diesen Gang herum gruppieren sich die einzelnen Lappen der Drüse (Fig. 401 *a*), welche ihrerseits mit je einem Gange in den Achsenkanal einmünden. Die Lappen können in Läppchen zerfallen, womit beim Pferde im unteren und beim Rinde im oberen Lide eine Abspaltung von deutlichen längeren Seitenzweigen vom Achsenkanale

einhergeht. Die einzelnen Lappen sind histologisch wie die Talgdrüsensäckchen gebaut; der feine Ausführungsgang der Drüsen ist von einem geschichteten Plattenepithel ausgekleidet, welches in das der inneren Lidkante direkt sich fortsetzt. Sehr oft finden sich in den Septen zwischen den Drüsenlappen Pigmentzellen angehäuft (Fig. 401). Deren Menge richtet sich natürlich wie auch die Menge des Pigments in der Epidermis des Lidrandes ganz nach der Allgemeinpigmentation der Lidhaut und seiner Umgebung.

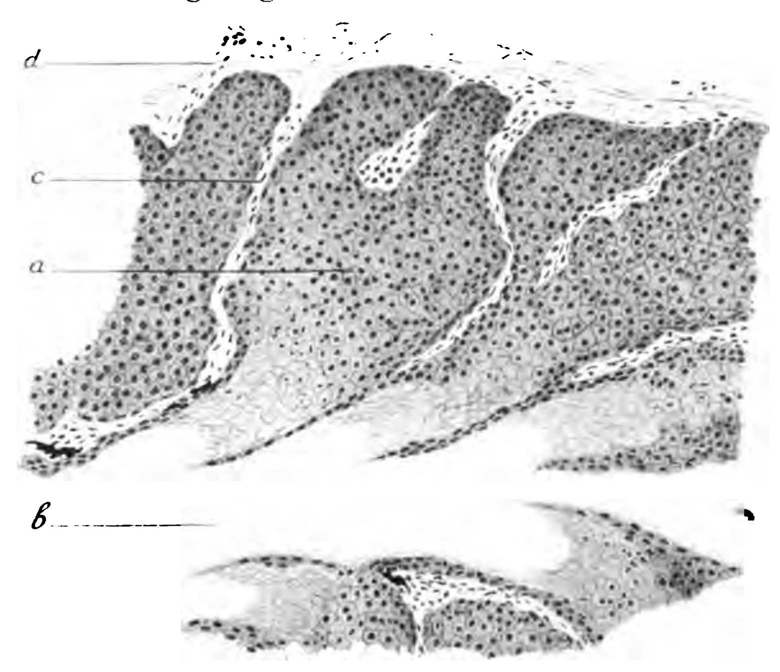


Fig. 401. Stück aus der Tarsaldrüse vom Schafe. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. 115fache Vergr.
a **Einzelalveole.** *b* **Zentralkanal.** *c* **Interalveoläres Septum.** *d* **Tarsale Kapsel.**

Den inneren Überzug des Lides bildet die wenig elastische Conjunctiva, die wir oben schon in eine Conjunctiva tarsalis (Fig. 399, *13*) und eine C. orbitalis (Fig. 399, *14*) geschieden haben. Sie besteht aus einer bindegewebigen Propria, der an der Oberfläche ein geschichtetes, teilweise Becherzellen enthaltendes Epithel aufsitzt. Sie ist durch eine wenig deutliche Submucosa an die Unterlage geheftet. Die Conj. tarsalis ist mit Ausnahme der des Pferdes glatt dem Tarsus angelegt und besitzt meist ein rein cutanes Epithel, welches dem des intermarginalen Saumes gegenüber nur an Zahl der Schichten nachsteht und dessen direkte Fortsetzung ist. Der Übergang des mehrschichtigen Plattenepithels in das typische Conjunctivalepithel erfolgt in der Regel ganz allmählich erst in der Höhe des Endes der Tarsaldrüsen, wo meist auf eine kurze Strecke ein Papillarkörper auftritt, während im übrigen mit Ausnahme des Schweines, dessen Tarsalbindehaut ein deutliches und ziemlich regelmäfsiges Corpus papillare besitzt (Fig. 400, *10*), das Epithel der Conj. tarsalis in gerader Linie der Basalmembran anliegt. Nur beim Pferde

ist der Wechsel des Epithels ein sehr schroffer und der Ort desselben nahe an die innere Lidkante gerückt; allerdings beginnt der Epithelübergang beim Schweine entsprechend der sehr geringen Breite des Tarsus auch sehr nahe an der inneren Lidkante, er erfolgt aber ganz allmählich.

An der Conjunctiva orbitalis lassen sich makroskopisch leisten- oder walzenförmige Wülste und grubige oder faltenartige Vertiefungen wahrnehmen, die das sog. Stiedasche Rinnensystem (259) oder den Textus papillaris C. Krauses (150) darstellen. Auch papillenartige Erhebungen kommen nach Kölliker (148) vor. Während Henle (112) beim Menschen die Existenz von blinddarmförmigen Drüsen in der Bindehaut annimmt, erklärt Stieda die Vertiefungen für ein zusammenhängendes Rinnensystem, dem sich Waldeyer (289), Stricker (266), Schwalbe (258), Fuchs (81) und Greeff (90) anschliefsen, während Sattler (236), Jakobsohn (135), Reich (222), Ciaccio (45) und Baumgarten (19) Drüsen gefunden zu haben angeben. Greeff hat nachgewiesen, dafs in der Jugend die fraglichen Wülste sehr schwach sind, ja sogar völlig fehlen können und erst im Alter ganz sich entfalten. Diese Unebenheiten entwickeln sich dadurch, dafs durch massenhaftes Auftreten von Lymphzellen in der Schleimhaut der Conjunctiva das Epithel vorgebuchtet wird; je mehr also die Oberfläche uneben ist, um so mehr Lymphzellen sind in der Propria zugegen. Während nun Baumgarten (19) beim Hunde und Chauveau (42) bei allen Haustieren wirkliche Drüsen gefunden haben wollen, beschreiben Schlampp (241) und Ellenberger-Günther (67) nur drüsenähnliche Bildungen (Henlesche Drüsen); Martin (173), dem ich mich im allgemeinen anschliefse, leugnet solche vollständig. Es läfst sich bei allen Tieren zwar ein mehr oder weniger stark ausgebildetes Rinnen- bezw. Faltensystem konstatieren, dessen grubenartige Vertiefungen mit kurzen, einfachen Vorbuchtungen ausgestattet sind, aber man kann diese nicht als Drüsen bezeichnen. Nur allein beim Pferde sieht man neben solchen Buchten deutlich ausgeprägte Henlesche Drüsen, also längere, blinddarmförmige Schlauchanhänge in der Conjunctiva. Die oben erwähnten Wülste sind am stärksten und gröbsten beim Rinde und Schafe, bei denen sie im unteren Augenlide, etwas nasal von der Mitte gelegen, sämtlich zu einem oder zwei grofsen Hügeln, zum Bruchschen Haufen, verschmelzen. Bei allen Tieren sind die Faltungen in den nasalen Teilen der Lider deutlicher als in den temporalen. Die gesamte Tarsalbindehaut und die distale, d. h. lidrandwärts gelegene, gröfsere Hälfte des Orbitalteiles der Conjunctiva des Pferdes ist etwas abweichend gebaut; sie zeigt eine feine, sammetartige Beschaffenheit, die dadurch zustande kommt, dafs an der Oberfläche Zähnchen an Zähnchen dicht gedrängt nebeneinander stehen. Diese Papillen sind Schleimhautpapillen mit einem bindegewebigen, an Kapillaren reichen Grundstock (Fig. 402 *a*) und dem epithelialen Überzug (Fig. 402 *b*).

Das Epithel der Conjunctiva ist für jedes Tier charakteristisch. Wiederkäuer und Schwein (Fig. 403) haben ein sog. Übergangsepithel, dessen oberflächlichste Zellen also teils platt, teils polygonal, teils zylindrisch geformt sind, während das Epithel des Pferdes (Fig. 402) und der Fleischfresser (Fig. 404) deutlich den Charakter

des Zylinderepithels trägt. Bei allen Tieren sitzen zwischen den Epithelzellen mehr oder weniger zahlreiche Becherzellen (Fig. 403 und 404 *b*), die Stieda ([259]) als erster beim Menschen beschrieb, und welche besonders zahlreich am Fornix conjunctivae auftreten. Die Becher-

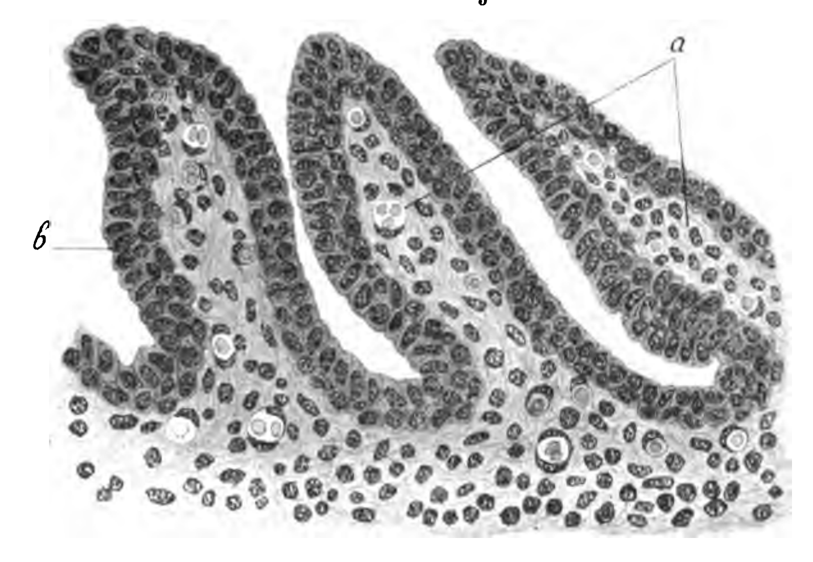


Fig. 402. Conjunctiva tarsalis vom Pferde. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. Mittelstarke Vergröfserung.
a Schleimhautzähne mit Kapillaren und zahlreichen Lymphocyten in der Propria. *b* Zweischichtiges Zylinderepithel.

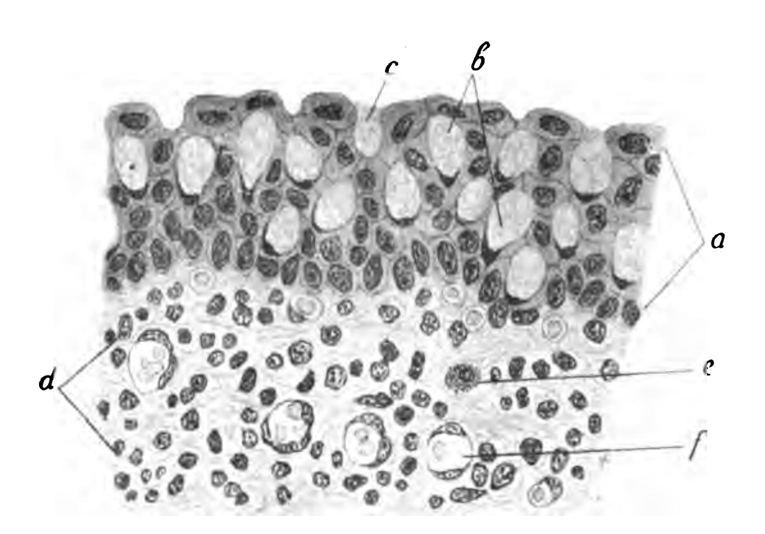


Fig. 403. Conjunctiva orbitalis des oberen Lides aus der Nähe des Fornix vom Schweine. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. Mittelstarke Vergröfserung.
Im 6—7schichtigen Übergangsepithel (*a*) sitzen Becherzellen (*b*) in allen Schichten mit Ausnahme der tiefsten. Die seichten und tieferen Einbuchtungen an der Oberfläche stammen von abgestofsenen Becherzellen. Bei *c* ist noch Schleim in der Bucht enthalten, ein Kern ist jedoch nicht mehr sichtbar. *d* Lymphocyten. *e* Eosinophile Zelle. *f* Kapillare.

zellen besitzen nach Green ([91]) u. a. eine deutliche Theka und an der Basis einen durch die Schleimmasse mehr oder weniger plattgedrückten Kern, der von einer geringen Menge körnigen Protoplasmas umgeben ist. Der Kernseite gegenüber findet sich eine scharf begrenzte Öffnung, das Stoma, durch das der Schleim an die Oberfläche entleert wird. Da die Zellen in den tiefsten Lagen des Epithels aus den protoplasmatischen Zellen durch langsame Umwandlung des Zellinhalts in Schleim sich entwickeln und allmählich zur Oberfläche emporsteigen, ist es klar, dafs nur die Zellen ein Stoma besitzen, welche mit der Oberfläche in Berührung stehen. Die Zellen sind den Becherzellen des Darmes und denen in der Haut gewisser Fische morphologisch und funktionell ähnlich, wogegen Pfitzner ([206]) insofern Einspruch erhebt, als er behauptet, dafs die fraglichen Zellen der Conjunctiva nie an die Oberfläche gelangen, also nie Schleim dahin abgeben können. Dafs diese Annahme nicht richtig ist, zeigen die Funde Greeffs ([90]), Ishikuros([127]) und meine eigenen. Greeff konnte die Öffnungen an der Oberfläche durch Silber gut darstellen; meine Bilder zeigen Becherzellen, die eben in der Entleerung des Schleimes begriffen sind. Anderseits läfst sich aber sehr gut verfolgen, wie allmählich der gesamte Zellinhalt nach aufsen abgegeben, die Zelle also vollständig zerstört und der Defekt durch Nachwachsen von anderen Zellen nach und nach ausgeglichen wird (cf. Fig. 403). Nach Greeff ist die Conjunctiva eine Flächendrüse, deren Drüsenzellen die Becherzellen sind. Die Becherzellen sind also normale Bestandteile des Conjunctivalepithels. Sie kommen in jedem Alter, in jeder Jahreszeit, kurz in jeder gesunden Conjunctiva vor. Pferd und Wiederkäuer besitzen im allgemeinen nur wenig Becherzellen im Epithel der Gesamtbindehaut, während dieselben beim Schweine häufiger und bei Hund und Katze am reichlichsten vertreten sind.



Fig. 404. Conjunctiva orbitalis des oberen Lides aus der Nähe des Fornix vom Hunde. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. Mittelstarke Vergr.
a 3schichtiges zylindrisches Epithel. *b* Becherzelle. *c* Kapillaren.

Wie oben schon erwähnt, enthält die Conjunctiva auch Lymphzellen in ihrem bindegewebigen Stroma, und zwar zunächst in diffuser Verteilung (Fig. 403 *d*) am reichlichsten in den oberflächlichen Schichten, also subepithelial. Die Menge derselben steht nach Sattler ([286]) und Greeff ([90]) im geraden Verhältnis zur Entwicklung der Falten. Aber nicht nur diffus eingelagerte Lymphzellen kommen vor, sondern normalerweise auch Lymphfollikel (Fig. 399, *15*), welche Reich ([222]), Sattler ([286]), Rählmann ([219]) u. a. allerdings beim Menschen für pathologische Bildungen halten; diesen Autoren stehen W. Krause ([152]), Kleinschmidt ([140]), Pröbsting ([218]), Fedorow ([76]) u. a. gegenüber. Mit ihnen nimmt Schwalbe ([258]) an, dafs die beim Menschen wenig

deutlich begrenzten Follikel normale Bildungen seien, besonders mit Rücksicht auf das regelmäfsige Vorkommen solcher Follikel bei den verschiedensten Haustieren, worauf Bruch (88) als erster beim Rinde aufmerksam machte (s. S. 530). Auch W. Krause (152), Kleinschmidt (140) und vor allem Schmid (242) beschreiben bei Tieren Lymphfollikel als physiologische Bildungen der Conjunctiva. Die diffusen Einlagerungen sind im allgemeinen bei der Ziege, dem Hunde (Fig. 404), der Katze und dem Schweine (Fig. 403) nur spärlich vorhanden; etwas reichlicher finden sie sich beim Pferde (Fig. 402), am reichlichsten bei Schaf und Rind. Ähnlich verhalten sich diese Tiere auch in bezug auf das Vorkommen von Follikeln, die am dichtesten im Bruchschen Haufen des Rindes und des Schafes auftreten.

Am Fornix conjunctivae schlägt sich die Conj. orbitalis auf den Bulbus um und überzieht die Aufsenfläche der Sclera bis zum Cornealrande hin. Dieser Teil der Bindehaut wird Conjunctiva sclerae oder Conjunctiva bulbi genannt. Das Epithel ist wie das der Orbitalbindehaut teils Übergangs-, teils Zylinderepithel, das in der Nähe des Corneoscleralbordes zu Pflasterepithel wird. Dort nimmt die Schichtenzahl der Epithelzellen bei allen Tieren zu (Fig. 329 bei *e*), und diese sitzen, wie Nakagawa (205) zuerst gezeigt hat, einer verschiedenen Anzahl von mikroskopischen Papillen auf. An der gleichen Stelle findet sich bei allen Tieren — auch bei Schimmeln — im Protoplasma der Epithelzellen mehr oder weniger reichlich körniges Pigment eingelagert, worauf schon Schultheifs (245) aufmerksam macht, und was an jedem lebenden Auge makroskopisch in Gestalt eines braunen, dem Corneoscleralbord parallel verlaufenden Ringes zu erkennen ist. Vereinzelt liegen an dieser Stelle auch Pigmenthaufen im Bindegewebe der Propria, an Lymphocyten gebunden. Nach dem Fornix der Conjunctiva hin treten allmählich auch im Epithel der Scleralbindehaut mehr und mehr Becherzellen auf, die nach der Tierart, wie oben geschildert, verschieden zahlreich vorkommen. Die durch lockeres, an elastischen Elementen reiches Bindegewebe an die Sclera geheftete Propria ist bei einzelnen Tieren ziemlich reich an Lymphzellen (Fig. 329 *f*) und glatt, besitzt also keine Falten oder ähnliches. Am Corneoscleralrande setzt sich dieses Gewebe unter dem Corneaepithel noch eine Strecke hin fort, Epithel und Propria der Hornhaut trennend. In diesen als Limbus oder Annulus conjunctivae bezeichneten bindegewebigen Teilen sitzt das oberflächliche Randschlingennetz der Cornea.

Nach verschiedenen Autoren enthält die Conjunctiva bulbi in der Gegend des Cornealrandes Drüsen; so fanden Meifsner (186) und Kleinschmidt (140) beim Rinde und Kalbe daselbst aufgeknäuelte „Schweifsdrüsen“, Manz (171) auch bei der Ziege; beim Schafe sollen sie nach Kleinschmidt fehlen. Aber auch flaschenförmige Drüsen fand Manz beim Schweine an der gleichen Stelle, was Stromeyer (267) auch für Pferd, Rind, Kalb und Schaf angibt, während Kleinschmidt sie nur beim Schweine entdecken konnte. Diese Gebilde will Stromeyer aber in der gesamten Conjunctiva palpebrarum bei allen genannten Tieren gefunden haben; ich konnte diese bei keinem Tiere sehen; dasselbe gilt auch für die von W. Krause (151) beschriebenen acinösen und die Waldeyerschen (289) tubuloalveolären Drüsen.

Die Blutgefäfse der Lider sind in bezug auf ihre feinere Verteilung bei den Tieren nicht näher erforscht. Nach Ellenberger-Baum ([66]) stammen die Gefäfse der Palpebra superior beim Pferde von der Arteria frontalis und lacrimalis, die der Palpebra inferior von der Arteria malaris. Beim Menschen, dessen Verhalten genauer von Langer ([160]) und Fuchs ([79]) studiert wurde, sind es die Arteriae und Venae palpebrales med. und lat., welche das wichtigste, das Bindehautgefäfssystem, herstellen. Ihre Zweige gehen zum Teil auf die Conjunctiva bulbi über und anastomosieren dort als Arteriae bezw. Venae conjunctivales posteriores (Fig. 415 *d*) mit den Arteriae bezw. Venae conjunctivales anteriores (Fig. 415 *w*), welche als Äste der vorderen Ciliararterien aufzufassen sind. Nach H. Virchows Untersuchungen ([286]) ist beim Menschen das Conjunctivalnetz besonders stark im Bereiche der Tarsalbindehaut entwickelt. Die Äste für die Gebilde des Lidrandes entspringen aus einem durch die Art. palp. lat. und med. im oberen wie im unteren Lide gebildeten Gefäfsbogen, dem Arcus tarseus superior und inferior.

Auch die Lymphgefäfse der Lider kennen wir bei Tieren nicht. Die des Menschen sind durch Fuchs ([79]) u. a. erforscht worden, der durch Einstichinjektionen in die Lidbindehaut die Gefäfse darstellen konnte. Es findet sich am oberen Lide ein klappenloses Bindehautnetz und ein zwischen Haut und Tarsus gelegenes Hautnetz, dessen Gefäfse Klappen enthalten. Der Tarsus selbst besitzt nur ein zartes Geflecht um die Tarsaldrüsen, durch das die genannten Netze miteinander verbunden werden. Auch am freien Lidrande und an dem limbusseitigen Ende des Tarsus bestehen Anastomosen: an jener Stelle durch ein Lidrandgeflecht, an dieser durch weite perforierende Lymphgefäfse. In der Conjunctiva des unteren Lides ist eine mehr gleichmäfsig dichte Verteilung der Gefäfse zu beobachten; die den Tarsus durchsetzenden stärkeren Äste fehlen dort. Nach Grunert ([98]) ziehen beim Menschen die Gefäfse der nasalen Hälfte der Lider zu Submaxillarlymphdrüsen hin, die der temporalen dagegen zu Parotislymphdrüsen.

Die Nerven der Lider stammen nach Ellenberger-Baum ([66]) beim Pferde vom N. auriculopalpebraris, lacrimalis und frontalis für das obere und vom N. subcutaneus malae (s. zygomaticus) für das untere Lid, zu dem auch Fäden vom N. lacrimalis hinziehen. Diese Fasern bilden in der Grundplatte des Lides nahe dem Lidrande, also zwischen Tarsus und Orbiculus gelegen, den Lidrandplexus, den Mises ([191]) zuerst beschreibt. Von diesem Geflecht ziehen Fäden zum Kreismuskel, zu den Cilien, zur Haut und zur Bindehaut hin, um dort in verschiedener Weise zu enden. Bemerkenswert ist der Fund von Endkolben in Papillen am Lidrande durch Krause (Näheres s. Nervengewebe S. 347) und von solchen in der gesamten Conjunctiva durch Dogiel ([61]), zu denen immer markhaltige Fäden hinziehen. Daneben finden sich noch zahlreiche interepitheliale Endigungen. Nach Bach ([14]) ist auch der Tarsus des Menschen reich an Nerven; von dem dichten Tarsalgeflecht ziehen marklose Fäden zwischen die Läppchen der Tarsaldrüsen hinein (Dogiel, Bach) und stellen das sog. Interglandulargeflecht dar, an das sich ein ziemlich dichter Plexus in der Conjunctiva und dem subconjunctivalen Gewebe anschliefst, das Conjunctivalgeflecht, welches Bach beim Kaninchen gering ausgebildet sah.

Die Lider des Vogels sind einfacher gebaut und sehr dünn. Das untere Lid zeichnet sich vor dem oberen durch gröſsere Beweglichkeit und durch den Besitz eines wohl ausgeprägten, flachen, schüsselförmigen „Lidknorpels“ aus, der schon bei makroskopischer Betrachtung ähnlich wie beim Menschen auffällt. Der äuſsere Überzug wird durch die mit relativ zarten Federn ausgestattete äuſsere Haut mit der Epidermis und dem Corium gebildet; ein Papillarkörper fehlt; die wenigschichtige Epidermis zeigt starke Verhornung. Am freien Lidrande geht die äuſsere Haut in die Conjunctiva über, die ein vielschichtiges, weit dickeres Plattenepithel mit ziemlich reichlicher Pigmenteinlagerung bei gewissen Vögeln trägt. Auch an der drüsenlosen Conjunctiva ist in der Regel ein Papillarkörper nicht vorhanden. Becherzellen kommen beim Huhne in beiden Lidern vor; im übrigen besitzt das Epithel in der Gegend der faltenreichen, mit Lymphzellen reichlich durchsetzten Fornixbindehaut in der oberflächlichsten Lage kubische Zellen (Doenecke [54]). Der Lidrand ist durch das Fehlen von Cilien und Tarsaldrüsen ausgezeichnet. Demnach fehlt auch ein Tarsus, denn was Doenecke als solchen beim Sperling im unteren Lide beschreibt, kann mit dem bei Säugern und dem Menschen als Tarsus bezeichneten Gebilde nicht verglichen werden. Dem unteren Lide nämlich dient eine nahe der Conjunctiva gelegene Platte als Stütze, die nicht bis zum Lidrande reicht, und die der beim Schweine beschriebenen, lidbasiswärts an die Tarsaldrüsen sich anschlieſsenden Bildung histologisch sehr ähnelt. Das Gewebe dieser Platte erscheint beim ersten Blick dem Knorpelgewebe ähnlich: es besteht aus einer scheinbar gleichartigen Grundmasse, die aber bei starker Vergröſserung als ein stark verfilztes, derbes Bindegewebe erkennbar ist. In das Grundgewebe sind spärlich teils spindelförmige, teils rundliche Zellen eingelagert, die ihrerseits aber mit Knorpelzellen nichts gemein haben. Die Platte besitzt auch eigene Blutgefäſse, die aus einem Geflecht stammen, welches vor allem an der äuſseren Oberfläche des Gebildes sehr stark ausgeprägt ist. Lidrandwärts von dieser Platte findet sich beim Uhu, den Gesamtraum zwischen Conjunctiva und äuſserer Decke einnehmend, ein von zahlreichen, von einer zur anderen Oberfläche hinziehenden Bindegewebszügen durchsetztes Fettgewebe. Im übrigen wird die zentrale Schicht am unteren Lide von verfilztem Bindegewebe gebildet, während am oberen Lide beim Uhu das erwähnte, am Limbus des unteren Lides vorkommende Fettgewebe den gesamten Raum zwischen Haut und Conjunctiva bis weit zur Lidbasis hin einnimmt. Bei der Taube findet sich in beiden Lidern eine zentrale Bindegewebslage, und das Fettgewebe fehlt völlig. Die Muskulatur der Lider besteht aus dem Musculus orbicularis, dem Musc. levator palpebrae superioris und dem Musc. depressor palpebrae inferioris. Sie bestehen nach Doenecke alle aus quergestreiften Fasern. Der Niederzieher des unteren Lides ist entsprechend der gröſseren Beweglichkeit dieses Lides stärker als der Heber des oberen und setzt sich nach Doenecke nicht nur, wie Leuckart ([164]) angibt, am unteren Rande des Lidknorpels an, sondern er greift auf dessen Auſsenfläche über und endet erst dort. Beide Muskeln sind an ihrer Ursprungsstelle in der Tiefe der Augenhöhle miteinander vereinigt; sie sind gewissermaſsen Teile einer gemeinschaftlichen Muskelmasse (Leuckart). Nach meinen Untersuchungen ist der Musculus orbicularis bei Taube und Huhn entgegen den Angaben aller Autoren für die Vögel im allgemeinen und für besondere Arten ein glatter Muskel, der sich ziemlich weit vom Lidrande entfernt hält. Ein Musculus tarsalis fehlt.

b) Palpebra tertia.

Das beim Menschen als Plica semilunaris bekannte rudimentäre dritte Lid oder die Nickhaut ist bei den Säugetieren eine am nasalen Augenwinkel liegende platte Falte der Conjunctiva, welcher ein in der Hauptsache dreieckiger oder ankerförmiger Knorpel, der Blinzknorpel (Fig. 405 *a*), als Grundlage dient, der zwei temporale, einen oberflächlichen und einen tiefen, und einen nasalen Winkel besitzt. Vom nasalen Lidwinkel her, mehr vom unteren als vom oberen Lide bedeckt, läſst

sich die Nickhaut über die lidseitige Bulbusfläche hinwegschieben, was nach neueren Untersuchungen durch Retraktion des Bulbus, nicht durch spezifische Muskeln bewerkstelligt wird. Die bulbusseitige Fläche ist der Wölbung des Augapfels entsprechend konkav, die lidseitige konvex. Am freien Rande der Falte ist der Dickendurchmesser am geringsten, am Grunde am beträchtlichsten; in dessen Tiefe sitzt eine Drüse, die den aufserhalb der Conjunctivalfalte gelegenen schmaleren Teil des Blinzknorpels auf beiden Seiten umgibt. Diese Drüse, die Glandula palpebrae tertiae superficialis oder die Nickhautdrüse (Fig. 405 *g*), kommt bei allen Tieren vor und gleicht im Aufbau der Tränendrüse. Sie mündet mit wenigen (2—3—4) Ausführungsgängen an der Bulbusseite der Falte in den Conjunctivalsack aus. Schon im Jahre 1694 ist von Harder [107] bei Hirsch und Reh am 3. Lide eine Drüse gefunden worden, die im Aufbau aber von der Glandula lacrimalis sich unterscheiden soll. Zwei Jahre später beschreibt sie auch Nebel [206] beim Schweine und bei anderen Tieren; er nennt sie die Hardersche Drüse. Der erste, der eine Zweiteilung der Drüse am 3. Lide bemerkte, war Angely [10]; er fand eine solche beim Kaninchen. Nach ihm haben sich viele Autoren mit der Frage beschäftigt, so namentlich Wendt [291] und Peters [209]. Bei den Tieren. die eine Teilung der Nickhautdrüse aufweisen, ist die eine oberflächlich gelegen, die eigentliche Nickhautdrüse, die andere tiefer, diese bezeichnet man als Hardersche Drüse oder Glandula palpebrae tertiae profunda. Beide Drüsen finden sich unter den Haustieren nur beim Schweine und dem Rinde. Die tiefer liegende Partie ist rötlich gefärbt, wird beim Rinde von der Nickhautdrüse kelchartig umfafst und ist von ihr nicht deutlich abgesondert. Löwenthal [66] stellt es überhaupt als fraglich hin, ob diese Partie beim Rinde der Harderschen Drüse gleichzustellen ist. Beim Schweine liegen beide Drüsen weiter auseinander und sind durch eine die Hardersche Drüse umgebende dichte Bindegewebskapsel, die einen Blutsinus umscheidet, voneinander getrennt. Der einheitliche Ausführungsgang der tieferen Portion mündet ebenfalls an der Bulbusseite der Nickhaut in den Conjunctivalsack. Nach Miefsner [188] stehen beide Drüsen in bezug auf ihre Gröfse im umgekehrten Verhältnis zueinander.

Was den feineren Aufbau des dritten Lides anlangt, so gleicht das Epithel vollständig dem der Conjunctiva fornicis, ist also ein mehrschichtiges Zylinder- oder Übergangsepithel (vergl. hierüber die Conjunctiva) und enthält besonders am Grunde der Falte zahlreiche Becherzellen. Nach dem freien Rande hin wird das Epithel ein Plattenepithel, welches verschiedengradig Pigment enthält, an der Aufsenfläche dicker als an der Innenfläche ist und einem deutlichen Papillarkörper aufsitzt. An der Grenze zwischen beiden Zonen fand Koch [143] bei Schaf und Katze eine Übergangszone, die divertikelartige Einsenkungen oder Faltungen und ein gemischtes Epithel besitzt, d. h. ein Epithel, dessen oberflächlichste Zellen nicht alle plattgedrückt erscheinen, sondern auch kegelförmige oder zylindrische Gestalt besitzen, also ein sogen. Übergangsepithel, in dem Becherzellen speziell in den Vertiefungen auftreten. Als besondere Zone kann man diese in bezug auf das Epithel nur bei der Katze auffassen, da das Schaf am Grunde des dritten Lides ja überall ein Übergangsepithel besitzt.

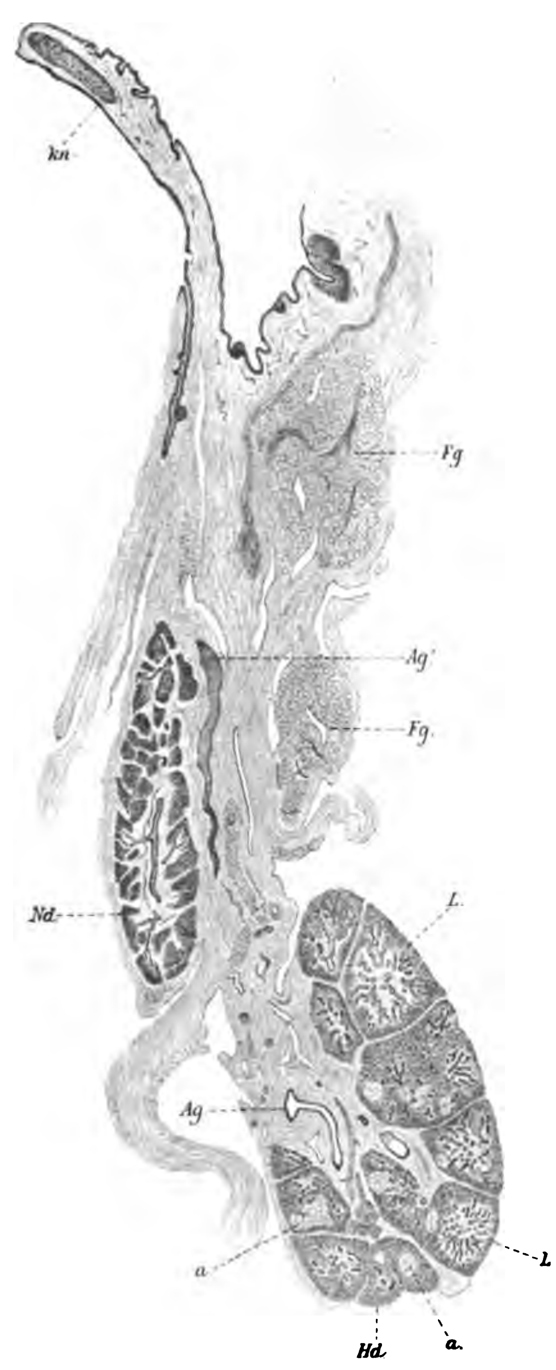
In die Propria der Schleimhaut sind diffus Lymphzellen eingestreut und in ihr nicht selten auch Lymphfollikel enthalten, welche beim Schafe und Rinde am stärksten ausgeprägt sind und vor allem an der Bulbusfläche des dritten Lides vorkommen (Fig. 405 *c* u. *e*). In den diffusen Einlagerungen finden sich meist viele acidophile Zellen. Der Blinzknorpel (Fig. 405 *a* u. *b*) besteht aus hyalinem Knorpel und zeigt mit seinem Perichondrium nichts Besonderes. Dafs, wie Fumagalli [82] beim Kaninchen fand, an bestimmten Stellen des Knorpels elastische Netze in die Grundsubstanz eingelagert seien, ist für die von mir untersuchten Tiere zu verneinen. In der bindegewebigen Grundlage dagegen finden sich derartige Elemente ziemlich reichlich. Die stärksten Anhäufungen elastischer Fäden sitzen ganz in der Tiefe an der Aufsenfläche des Knorpels im Bindegewebe.

Die Nickhautdrüse (Fig. 405 *g* u. Fig. 406 *Nd*) ist im feineren

Aufbau der Tränendrüse gleichzustellen, was auch bei den Tieren der Fall ist, bei denen die Tränendrüse einen vom gewöhnlichen Verhalten abweichenden Charakter hat (Schwein, Hund). Sie ist also eine tubuloalveoläre und bei den meisten Tieren eine seröse Drüse mit granulierten, trüben, pyramidenförmigen Zellen und zwischenzelligen Sekretkapillaren und mit engem Lumen. Beim Schweine aber ist die Drüse eine Schleimdrüse, welche weder Sekretkapillaren noch die von Lutz ([168]) u. a. bei den übrigen Tieren im Zellprotoplasma gefundenen Fetttröpfchen enthält. Der Hund endlich besitzt eine Nickhautdrüse mit bunt durcheinander gewürfelten engen und weiten Endstücken. Die ersteren haben serösen Typus mit schmalem spaltförmigen Lumen, die anderen sind weit, mehr alveolär geformt und mit prismatischen Epithelien ausgekleidet. (Löwenthal [166, 167]). Den Endstücken der Nickhautdrüse schliefsen sich kurze Schaltstücke mit einschichtigem niedrigen Epithel an, die ohne Vermittelung von Sekretröhren in mit zweireihigem Epithel ausgekleidete Sekretgänge übergehen (Fig. 405 *h*). Die grofsen in der Zwei- bis Dreizahl vorhandenen Ausführungsgänge (Fig. 405 *i*) haben eine zwei- bis dreischichtige Epithelauskleidung, deren oberflächlichste Schicht aus niedrigen Zellzylindern oder Würfeln besteht. In ihrer Umgebung sammeln sich gern Lymphzellen in stärkerem Mafse an. Das interlobuläre Bindegewebe



Fig. 405. Drittes Lid vom Schafe. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. 8,5fache Vergr.
a Der die Membrana nictitans stützende hyaline Blinzknorpel. *b* Dessen ankerartig sich verbreiternder peripherer Teil. *c* Lymphoide Einlagerungen mit Keimzentren in der Lidflächenschleimhaut, die sich bei *d* auf das Lid überschlägt. *e* Lymphoide Einlagerungen mit sehr vielen Keimzentren in der Bulbusflächenschleimhaut, die sich bei *f* auf den Augapfel umschlägt. *g* Am Grunde des Blinzknorpels sitzende Glandula membranae nictitantis superficialis. *h* Kleine interstitielle Gänge. *i* Einer der grofsen Drüsengänge, die zur bulbusseitigen Fläche hinziehen, um dort in den Conjunctivalsack zu münden.



der Drüse ist nur spärlich entwickelt und enthält vereinzelte Fettzellen. Die Hardersche Drüse (Fig. 406 *Hd*) ist, wie von allen Autoren betont wird, nicht mit der Nickhautdrüse identisch: es kann aber für keine der beiden ein bestimmter Typus aufgestellt werden (Löwenthal, Lutz), da beide heterogen sein können. Die vorwiegend seröse Nickhautdrüse ist englumig; die Hardersche Drüse weist dagegen sehr viele weite Alveolen auf und ist — wie oben schon erwähnt — nicht in allen Fällen deutlich von der ersteren getrennt (Rind). Deshalb glaubt Lutz besser von einer Pars anterior und posterior glandulae palpebrae tertiae zu sprechen.

Die weiten Alveolen der Harderschen Drüse sah Löwenthal, wie schon erwähnt, auch in der Nickhautdrüse des Hundes, bei dem sie aber nicht wie beim Rinde auf den tiefsten Teil der Drüse beschränkt, sondern über die gesamte Glandula palpebrae tertiae superficialis verteilt sind. Demnach wäre die stärkste Trennung der Drüsenendstücke beim Schweine mit der vollständig abgesonderten Harderschen Drüse durchgeführt, es folgen das Rind und, wenn man will, der Hund; den übrigen Tieren fehlen die weiten Alveolen.

Fig. 406. Drittes Lid vom Schweine mit Drüsen nach Löwenthal. Ganz schwache Vergrößerung. *Nd.* Glandula palpebrae tertiae superficialis. *Hd.* Glandula palpebrae tertiae profunda (Harder). *L.* Drüsenlobulus mit zentral zusammenstrahlenden Ausführungsgängen. *a.* Endstücken mit hellen Zellen (cf. Fig. 407). *Ag.* Ausführungsgang der Harderschen Drüse. *Ag'.* Derselbe in der Gegend der Nickhautdrüse. *Fg.* Fettgewebe.

Beim Schweine sind jedoch nicht alle Endstücke der Harderschen Drüse gleich gebaut. Löwenthal unterscheidet 2 Typen, den einen (Fig. 406 *a*) mit verhältnismäfsig weitem Lumen und hohem prismatischen Epithel mit zierlicher alveolärer Struktur oder mit grobgranuliertem Protoplasma (seröser Typus) (Fig. 407), den anderen mit engem Lumen und pyramidenförmigem Epithel, dessen Kerne meist abgeplattet an der Basis der Zelle liegen (mucöser Typus) (Fig. 408). Erstere Kanäle gleichen den beim Hunde erwähnten weiten Teilen, letztere den Endstücken der Nickhautdrüse des Schweines. Das interlobuläre Bindegewebe ist bei der Harderschen Drüse reichlicher entwickelt und tritt vor allem in den zentralen Teilen der Drüse hervor; Miefsner (188) will in demselben viele glatte Muskelzellen nachgewiesen haben.

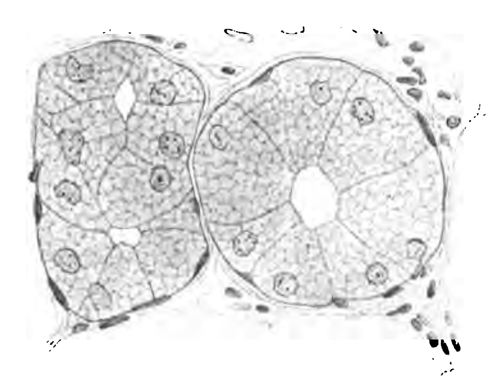


Fig. 407. Hardersche Drüse vom Schweine nach Löwenthal.
Endstücken aus den heller erscheinenden Partien mit alveolärer Protoplasmastruktur.

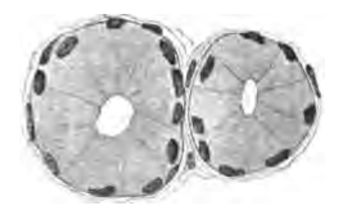


Fig. 408. Hardersche Drüse vom Schweine nach Löwenthal.
Endstücken mit Zellen vom mukösen Typus mit platt an die Basis gedrückten Kernen.

Die Blutversorgung der Nickhaut übernehmen nach Ellenberger-Baum (66) beim Pferde Rami musculares der Art. ophthal. ext.; dieselbe Arterie gibt auch einen besonderen Ast für die Nickhautdrüse ab. Die Drüsen des Schweines werden nach Lutz (168) durch einen Ast der unteren Lidarterie (Art. malaris) ernährt, die am Hilus der Harderschen Drüse an diese herantritt, und von da sowohl zur tiefen wie auch zur oberflächlichen Glandula palpebrae tertiae Äste abgibt. Die Nervenversorgung des dritten Lides übernehmen Äste des N. infratrochlearis bezw. des N. nasociliaris (Ellenberger-Baum 66).

Die Nickhaut der Vögel ist wie bei den Säugern gelegen, ist aber wesentlich dünner, durchsichtig und dadurch sehr stark beweglich, dafs zwei Muskeln, der Musculus quadratus und Musculus pyramidalis (Leuckart 164), sich an ihr inserieren. Ein stützender Knorpel fehlt dieser häutchenartigen Conjunctivalfalte, die nach Fumagalli (82) im Grundstock eine sehr grofse Menge elastischer Fäden birgt. Unter ihrer Basis sitzt, ziemlich weit dorsal gelegen, in der Tiefe wie bei den Säugetieren eine Drüse, deren Ausführungsgang an der Innenfläche der Nickhaut in den Conjunctivalsack mündet. Diese Drüse ist die Nickhautdrüse, die nach Mac Leod (170) bei der Ente eine typische Schlauchdrüse darstellt und bei Vögeln stets stark ausgebildet ist (Sardemann 284). Das Epithel ist an der Aufsenfläche ein geschichtetes Pflasterepithel und enthält an dem scharfen, freien Rande meist sehr viel körniges Pigment eingelagert. Die Innenfläche des dritten Lides besitzt nach Doenecke (54) ein zweischichtiges kubisches Epithel; beim Uhu findet man dort und vor allem in der Gegend des Grundes

der Nickhaut ein mehrschichtiges Epithel, dessen oberflächlichste Zellen zum Teil lange Zylinderzellen sind und zwischen sich typische Becherzellen enthalten, welche bei Vögeln dort noch nicht beschrieben sind. Dieser Teil der Schleimhaut ist in starke Falten gelegt, in deren Grundstock sich zahlreiche Lymphzellen eingelagert finden. Am Grunde der Falten sitzen die Zylinderzellen mit Becherzellen; am freien Teile gleicht das Epithel mehr einem Übergangsepithel. Die Becherzellen finden sich oft ziemlich tief im Epithel, und es senken sich dann von der freien Oberfläche her zwischen die Zylinderzellen schlauchartige Gänge ein, die man für intraepitheliale Drüsen ansehen kann. Je tiefer die Schleimhautbuchten sind, um so mehr Becherzellen treten im Epithel auf. Auch ich sah wie Doenecke ([54]) und Fumagalli ([82]) im bindegewebigen Grundstock des freien Teils der Nickhaut Züge glatter Muskelfasern, ohne aber bestimmen zu können, woher diese stammen. Fumagalli hat aufserdem noch zahlreiche tubulöse Einzeldrüsen in der Nickhaut finden können. Die Blutgefäfse und Nerven zeigen nichts Besonderes.

2. Die Tränenkarunkel, Caruncula lacrimalis.

Die Caruncula lacrimalis, die von Szakáll ([269]) bei den einzelnen Haustieren eingehender untersucht wurde, stellt ein in einem Ausschnitte des nasalen Lidwinkels gelegenes, mehr oder weniger hügelartig sich über die Conjunctiva erhebendes Gebilde dar, welches seinem makroskopischen Aussehen nach durch die Gegenwart von mehr oder weniger zahlreichen Haaren wie ein abgetrenntes Hautstückchen (Waldeyer [289]) erscheint, das aber bei der mikroskopischen Betrachtung beim Menschen (Stieda [260]) und den einzelnen Tieren im Aufbau doch wesentlich von dem der äufseren Decke abweicht (Szakáll). Die Karunkel gleicht einem rundlichen oder ovalen, mehr oder weniger intensiv pigmentierten Wulste. Nasal steht sie mit der äufseren Haut durch eine schmale Brücke in Verbindung, welche beim Schweine in zwei Schenkel zerfällt, die ein Grübchen umschliefsen.

Die Caruncula lacrimalis besteht aus dem epithelialen Überzuge, der bindegewebigen Tunica propria und der Submucosa und enthält Haare, Talgdrüsen und eventuell eine accessorische Tränendrüse. Das Oberflächenepithel (Fig. 409 *a*) ist wie das mehrschichtige Plattenepithel der äufseren Decke gebaut, jedoch nicht beim Hunde und Schweine, die nach Szakáll wie der Mensch (Stieda) eine grofse Anzahl von Becherzellen im Epithel bergen. Auch beim Pferde finde ich vereinzelte Becherzellen in Partien des epithelialen Überzugs, der zylindrischen Charakter an der Oberfläche zeigt. In viele Epithelzellen sind Pigmentkörnchen eingelagert. In neuester Zeit hat Enslin ([72]) in der Karunkel des Menschen eigenartige intraepitheliale Drüsen beschrieben, die dadurch entstehen, dafs an einem Punkte viele Epithelzellen zu Becherzellen sich umwandeln und durch gegenseitigen Druck sich derart lagern, dafs sie einen engen Hohlraum umgrenzen, der mit der Oberfläche in Verbindung steht. Diese Drüsen sind also intraepitheliale alveoläre Schleimdrüsen. Ähnliche Gebilde finde ich auch beim Hunde (Fig. 409 *b*); jedoch sieht man meistens, dafs die ganze Epithelpartie, in der die Schleimzellen gehäuft auftreten, in die Tiefe gerückt ist, so dafs die so gebildeten „Drüsen“ um ihren mehrschichtigen Epithelbelag herum eine bindegewebige Wand besitzen, also in dieser Richtung den Namen Drüse wirklich verdienen. Enslin hat diesen Zustand als das vorgeschrittenste Stadium der Drüsenbildung beim Menschen bezeichnet: zuerst entstehen einzellige Drüsen; durch Aneinanderlagerung vieler solcher Zellen bilden sich mit einem Lumen ausgestattete intraepitheliale Drüsen und schliefslich durch Wachstum in die Tiefe die oben erwähnte Drüsenform mit bindegewebiger Wand. Die fibröse, mit elastischen Fasern stark

durchsetzte Tunica propria ist ziemlich reich an diffus eingelagerten Leukocyten und Eosinophilen (Zietzschmann[801]) und enthält beim Hunde (Fig. 409 *d*), Pferde und Rinde vereinzelte Lymphfollikel; auch pigmentierte Zellen (Fig. 409 *e*) sind reichlich im bindegewebigen Stroma vorhanden. Nach der Tiefe zu werden die Lymphocyten spärlicher, und sie fehlen in der Submucosa gänzlich.

Bei allen Tieren enthält die Karunkel Haare (Fig. 409 *c'*) und dazugehörige Talgdrüsen (Fig. 409 *c*). Erstere sind nach Szakáll ([269]) beim Pferde am gröfsten und beim Schweine auffallend klein und spärlich. Der Reichtum an Haaren und Talgdrüsen fällt ab von Pferd, Esel und Ziege zu Rind, Hund, Katze, Schaf und endlich zum Schweine. Demgegenüber hat die Karunkel des Schweines die



Fig. 409. Tränenkarunkel und Tränenkanälchen vom Hunde. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. 14fache Vergr.
a Schleimhautepithel (Becherzellen im Bilde nicht sichtbar). *b* Drüsenartige Oberflächenausstülpungen, die sehr reichliche Becherzellen enthalten. *c* Talgdrüsen, die bei *c'* in einen schräg getroffenen Haarbalg ausmünden. *d* Follikelartige Lymphzellanhäufungen. *e* Pigmenteinlagerungen. *f* Tränenkanälchen. *g* Accessorische Tränendrüse, in 2 Paketen auftretend.

gröfsten Schweifsdrüsenlager und Einzeldrüsen, ihm folgt die Ziege und dann mit wenigen Drüsen das Schaf, die Katze, das Pferd und schliefslich das Rind, welches nur ausnahmsweise Knäueldrüsen besitzt. Ich fand entgegen Szakáll, nach welchem Pferd und Katze keine Glandulae sudoriferae besitzen, dafs nur beim Hunde die Schweifsdrüsen fehlen. Die fraglichen Drüsen des Pferdes scheinen jedoch nicht gewöhnliche Schweifsdrüsen zu sein, sondern Anhänge zu besitzen, die bis zu einem gewissen Grade den Endstücken der accessorischen Tränendrüse des Hundes entsprechen. In der Tiefe der Karunkel nämlich sitzt bei gewissen Tieren eine der Glandula lacrimalis ähnliche Drüse, die Szakáll ([269]) analog den Verhältnissen beim Menschen als accessorische Tränendrüse bezeichnet. Beim Menschen ist die fragliche Drüse eine seröse Drüse mit zwischenzelligen Sekretkapillaren, deren Endstücke ohne Vermittlung von Schaltstücken und Sekretröhren allmählich in Sekretgänge übergehen, die zuerst von einschichtigem kubischen, dann zylindrischen und später von

zweireihigem Epithel ausgekleidet sind (Enslin [72]). Die fragliche Drüse des Hundes (Fig. 409 *g*) aber hat in den Endstücken Epithelzellen, welche deutlich die Charaktere der Schleimzellen haben. Wenn nun auch, wie Hornickel ([121]) nachwies, die Tränendrüse des Hundes eine gemischte Drüse mit weiten und engen Endstücken ist, so kann doch die fragliche Drüse in der Karunkel nicht mit ihr verglichen werden; sie besitzt nämlich nur eine Art von Endstücken mit deutlichem, ziemlich weiten Lumen und Zellen ohne interzelluläre Sekretkapillaren, deren Zelleiber in der Gesamtheit deutlich Schleimreaktion geben, und deren Kerne im sekretgefüllten Stadium platt an die basale Wand gedrückt sind, Eigenschaften, die den Zellen der Tränendrüse des Hundes fehlen, die auf Schleimfarben reagieren. Nach Szakáll hängen den Enden der grofsen Schweifsdrüsen der Karunkel des Schweines eigenartige Drüsenräume an, die alle Charaktere der Tränendrüse haben sollen; ich konnte sie bei diesem Tiere nicht finden, jedoch traten ähnliche Gebilde mir in einem Falle deutlich an Knäueldrüsen beim Pferde entgegen, die serösen Charakter zeigten (s. S. 541).

Die Blutversorgung der Tränenkarunkel übernimmt der Ramus malaris der Art. maxillaris interna; die Nerven stammen vom Nervus infratrochlearis, einem Ast des N. nasociliaris nervi trigemini (Ellenberger-Baum [66]).

Den Vögeln fehlt eine Tränenkarunkel.

3. Der Tränenapparat, Apparatus lacrimalis.

Der Tränenapparat gliedert sich in die am oberen temporalen Quadranten des Bulbus unter der Conjunctiva fornicis gelegene Tränendrüse, welche die Tränen sezerniert, und in die im nasalen Augenwinkel beginnenden tränenabführenden Wege. Diese zerfallen in die Tränenkanälchen, den Tränensack und den Tränennasengang, der zum ventralen Nasengange führt.

a) Die Tränendrüse, Glandula lacrimalis.

Die Tränendrüse liegt bei allen Tieren innerhalb der Orbita aufsen am Bulbus und zwar in dessen oberem temporalen Quadranten dicht am Orbitaldache. Sie besitzt nach Ellenberger-Baum ([66]) beim Pferde 12—16, beim Rinde 6—8 Ausführungsgänge, welche in der temporalen Hälfte des Lides die Conjunctiva palpebrae sup. in der Nähe des Fornix durchbohren und in den Conjunctivalsack münden. Nur beim Rinde findet sich eine Zweiteilung der Drüse in eine obere und untere Portion (Pars superior und inferior). Wie aus der Zahl der Ausführungsgänge hervorgeht, ist die Tränendrüse kein einheitliches Gebilde, sondern sie besteht aus einer Anzahl von Einzeldrüsen, welche durch Bindegewebe zu einem Ganzen vereinigt werden.

Der mikroskopische Bau der Glandula lacrimalis bei unseren Haussäugern wurde in jüngster Zeit von Hornickel ([121]) studiert, dessen Untersuchungen ich im wesentlichen hier folge. Die Tränendrüse ist eine läppchenförmige Drüse, deren interlobuläre, von einer Kapsel abstammende Bindegewebszüge verschieden stark ausgebildet und verschiedengradig mit Fettzellen durchsetzt sind. Elastisches Gewebe ist in der Kapsel und in den Septen nur spärlich vertreten, und das interlobuläre Gewebe ist arm an Lymphzellen, was auch Fleischer ([77]), entgegen den Funden beim Menschen, beim Rinde beobachtete. Die Tränendrüse selbst ist eine tubuloalveoläre Drüse, d. h. den geschlängelt verlaufenden Endkanälen sitzen seitlich oder endständig alveoläre Ausbuchtungen an; diese werden von verschiedenen Autoren (Fleischer [77], Maziarski [174] u. a.) geleugnet. Das struktur-

lose Glandilemm (Fig. 410 *b*) hat innen, also subepithelial gelegen, einen Belag von eigenartigen, von vielen Seiten beschriebenen platten Zellen, die sich mit ihren langen verzweigten Fortsätzen in unregelmäfsiger Weise miteinander verbinden und so ein korbartiges Geflecht aufsen um den Epithelschlauch bilden. Diese Zellen sind die sog. Korbzellen (Fig. 410 *a*), die sich nach der Heidenhainschen Eisenalaunmethode besonders schön darstellen lassen. Die Zellen der Endstücke sind im allgemeinen pyramidenförmig, seltener zylindrisch (Ziege); ihr Kern ist basal gelegen. Als Produkt der Tätigkeit in der Zelle treten Granula auf, die nach Noll (207) und Schirmer (240) in allen Teilen des Zelleibes abgelagert werden, nach Zimmermann (808) aber nur in der inneren, also oberflächlichsten Zone vorkommen, während die mittlere von gleichmäfsiger, gerüstartiger Struktur und die basale radiär gestreift ist.



Fig. 410. Drüsenendstück aus der Tränendrüse der Ziege nach Hornickel. Sublimat, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. ca. 600fache Vergr.
Zwischen den Zellen kurze, stummelförmige Sekretkapillaren. *a* Korbzellen. *b* Glandilemma.

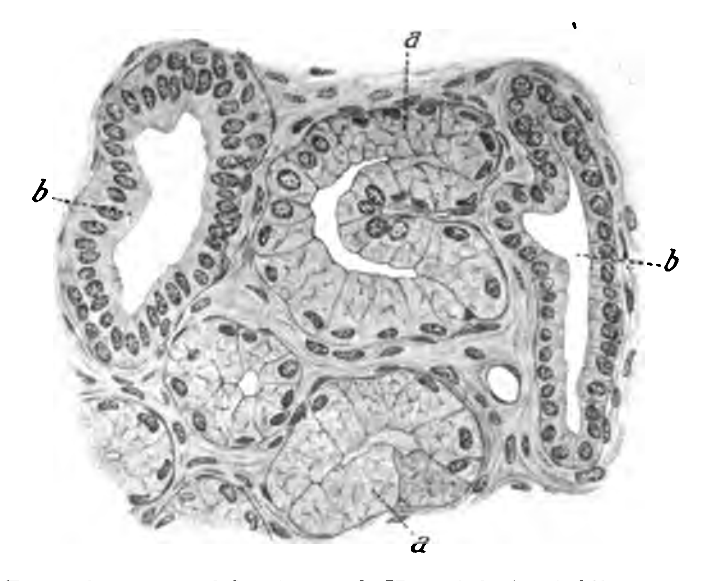


Fig. 411. Tränendrüse vom Schweine nach Hornickel. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. ca. 550fache Vergr.
a Endstücke mit Schleimzellen (z. T. plattgedrückte Kerne!) *b* Sekretgänge, von denen der linke im Bilde hochzylindrisches, z. T. zweireihiges Epithel trägt.

In der Nähe der Basis liegt der Kern, welcher meist rundlich, bei Rind und Schwein teilweise auch queroval geformt ist. Das Drüsenlumen, das von den Epithelzellen umgrenzt wird, ist in der Regel ziemlich eng. Nur die Drüse der Ziege besitzt weite, lichte

Räume, und beim Hunde kommen neben den engen Endstücken solche vor, die einen aufserordentlichen Querdurchmesser, unregelmäfsige Ausbuchtungen und ein weites Lumen mit hohen, zylindrischen Epithelzellen besitzen (Lutz [168], Hornickel [121]), eine auffallende Abweichung im Aufbau, die auch an der Nickhautdrüse zu finden ist (s. diese). Im allgemeinen zeigen die Zellen der Tränendrüse serösen Charakter, nur die Drüse des Schweines (Fig. 411) ist eine reine Schleimdrüse; jedoch fand Hornickel, dafs bei Schaf, Ziege und Hund neben den serösen Zellen andere vorkommen, die deutliche Schleimreaktion geben. Er fafst demgemäfs die Tränendrüse dieser Tiere als eine gemischte Drüse auf. Beim Schafe sind es die im Heidenhainschen Präparat dunkel gefärbten Zellen (Fig. 412 *b*), beim Hunde die pyramidenförmigen der engen Abschnitte, welche Schleimfarben annehmen, die Löwenthal bei der Nickhautdrüse des Hundes (S. 537) dagegen als zum serösen Typus gehörig bezeichnet. Zwischen die Zellen der Endstücke senken sich vom Lumen ausgehend feine, z. T. verzweigte Kanälchen ein, die interzellulären Sekretkapillaren, die mit den Zimmermannschen Kittleisten ausgestattet (Fig. 412 im Tubulus *a*), also ausschliefslich interzellulär gelegen sind. Nur in der Drüse vom Hunde und Schweine fehlen derartige kapillare Röhren zwischen den Epithelzellen (Hornickel). An geeignet tingierten Präparaten lassen sich im



Fig. 412. Tränendrüse vom Schafe nach Hornickel. Sublimat, Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin. ca. 550fache Vergr.

a Endstück mit hellen Zellen und langen, z. T. verzweigten, interzellulären Sekretkapillaren. *b* Endstück mit dunklen Zellen und kurzen Sekretkapillaren. *c* Schaltstück, über dem sich ein etwas weiterer, intraparenchymatöser Sekretgang findet.

Zellprotoplasma der Tränendrüse zahlreiche Fettröpfchen nachweisen, wie die meisten Autoren angeben, die diese Frage prüften (Lutz [168], Hornickel [121]; für den Menschen Axenfeld [12], Schirmer [240] u. a.). Noll ([207]) konnte bei der Katze diesen Befund nicht regelmäfsig konstatieren, und Lutz vermifst Fetteinschlüsse in der mukösen Tränendrüse des Schweines, während Hornickel auch bei diesem Tiere positive Resultate hatte. Die verschieden grofsen Fettröpfchen sitzen entweder verstreut im Protoplasma (Wiederkäuer), oder sie bevorzugen die basalen Teile der Zellen (Fig. 413). Was das Ausführungsgangsystem der Tränendrüse anlangt, so schliefsen sich den Endstücken sog. Schaltstücke (Fig. 412 *c*) an, die ein plattes, einschichtiges Epithel tragen. Sie gehen bei allen Tieren mit Ausnahme des Esels (Hornickel) ohne Vermittlung von Sekretröhren in Sekretgänge über, die ihrer-

seits von einem einschichtigen kubischen, beim Schweine zum Teil zylindrischen (Fig. 411 *b*) Epithel ausgekleidet werden. Beim Rinde erinnern die Zellen dieser Gänge im Aufbau an solche von Sekretröhren, ohne ihnen aber zu gleichen (Fleischer[77], Hornickel). Der Belag der interstitiellen Sekretgänge ist ein zweireihiger und wird in den weiteren Abschnitten ein zweischichtiger; die oberflächliche Lage enthält kubische bis niedrig zylindrische, nur beim Schweine hoch zylindrische Zellen. In solchen Gängen sah Hornickel bei einer Ziege und einem Esel Becherzellen. Beim Hunde findet sich in grofsen Strecken der Sekretgänge ganz plattes Epithel, welches einschichtig ist, an gröfseren Gängen aber zweireihig wird. Auch im Epithel des ausführenden Apparates sind Fetttröpfchen nachzuweisen; jedoch finden sie sich dort bei der Katze nur ausnahmsweise und dann nur spärlich. Beim Hunde sind die Gänge mit niedrigem Epithel fettfrei (Hornickel).

Über die Blutgefäfsversorgung der Tränendrüse durch die Art. lacrimalis der Ophthalmica externa und über die Nervenverteilung des Nervus lacrimalis des Trigeminus ist vom histologischen Standpunkte nichts Besonderes zu erwähnen. Dogiel ([60]) fand in der Tränendrüse fast nur marklose Fasern; diese bilden um die Drüsenendstücke ein reiches Geflecht, von dem aus zarte Fäserchen das Glandilemm durchbohren und an der Basis der Zellen sowie zwischen denselben netzartig sich verzweigen.

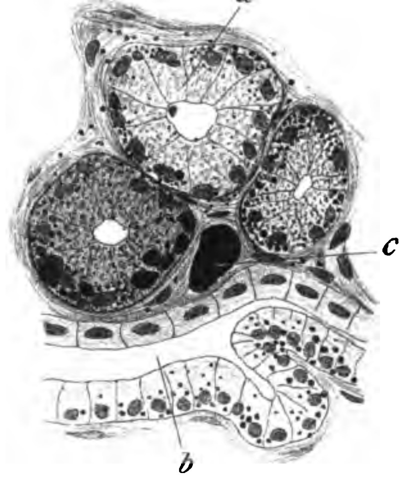


Fig 413. Tränendrüse vom Hunde mit gefärbten Fetteinschlüssen nach Hornickel. Gefrierschnitt; Hämatoxylin, Sudan III. ca. 550fache Vergr. Die roten Fetttröpfchen sind im Bilde in schwarzem Tone reproduziert.
a Drüsenendstück mit feinen Fetttröpfchen, die sich an der Basis der Zellen stark häufen. *b* Ausführungsgang, in dessen höheren Epithelien ebenfalls Fetteinlagerungen sichtbar sind. *c* Fettzelle im Interstitialgewebe, das im übrigen auch feinste Fetteilchen birgt.

Die Tränendrüse der Vögel liegt nach Sardemann ([284]) in der Tiefe unter dem temporalen (hinteren) Augenwinkel in der Nähe des Äquators des Bulbus. Der weite, stets in der Einzahl vorkommende Drüsengang mündet stets an dem unteren Lide aus, meist in der Nähe des betreffenden Augenwinkels. Die Drüse hat einen geringen Umfang, der scheinbar im umgekehrten Verhältnis zur Gröfse des Tieres steht. Mikroskopisch zeigt die von einer dünnen Kapsel eng umschlossene Tränendrüse einen läppchenförmigen Aufbau. Im Innern eines jeden Lappens findet sich ein ziemlich einheitlicher Sammelraum, der nur undeutliche Aussackungen trägt, und in den die schlauchförmigen, leicht geschlängelten und gegabelten Endstücke einmünden. Sowohl der Sammelraum wie auch die tubulösen Einzeldrüsen sind mit einem einschichtigen hohen, hellen Zylinderepithel ausgekleidet, das stark randständige, teils kugelige, teils etwas flach gedrückte Kerne besitzt. Das Protoplasma der prismatischen Zellen ist dicht gekörnt und färbt sich mit Eosin. Sekretkapillaren lassen sich nicht nachweisen. Einzelne Lappen können mit Lymphzellen derartig stark durchsetzt sein, dafs diese die Drüsen zum Schwinden bringen.

b) Die tränenabführenden Kanäle.

Das abführende System beginnt mit den Tränenröhrchen, den Ductus oder Canaliculi lacrimales, die in den Tränenpunkten ihren Anfang nehmen; diese liegen am Boden des Tränensees, Lacus lacrimalis, im nasalen Augenwinkel, aber nicht wie beim Menschen auf der Höhe von Papillen (Walzberg [290], Klodt [141]), und in einiger Entfernung vom Rande des oberen und unteren Lides in der Conjunctiva. Beim Schweine ist das untere Tränenröhrchen am Lidrande oft nicht geöffnet; dasselbe stellt dann einen nach aufsen blind endenden Kanal dar, der vom Tränensack ausgeht. Beim Schafe kann das obere Tränenröhrchen sogar gänzlich fehlen (Walzberg). Beide Tränenkanälchen konvergieren leicht gebogen nach der Tiefe hin und senken sich in den unter der Tränenkarunkel gelegenen Tränensack, Saccus lacrimalis, ein, der bei den Haustieren nur wenig deutlich abgesetzt ist bezw. ganz fehlt. Als solchen kann man jedenfalls den etwas erweiterten häutigen Anfangsteil des Tränennasenganges ansehen, der in einer Vertiefung des Tränenbeins als dem buchtigen Anfange des knöchernen Tränenkanales sitzt. Nach Walzberg ([290]) liegt beim Rinde die Vereinigungsstelle der Tränenröhrchen schon im knöchernen Tränennasenkanal, der beim Schweine überdies für jedes Kanälchen einen besonderen Endast bildet. Der Tränennasengang, Ductus nasolacrimalis, verläuft unter sanfter Biegung vom Knochen umschlossen zur Nasenhöhle hin und endet in der Regel in der Nähe des äufseren Nasenloches im ventralen Nasengange, und zwar in der äufseren Haut nahe dem Übergange derselben in die Schleimhaut. Am Tränennasengang unterscheiden wir mit Kitt ([129]) drei Abschnitte, den Anfangsteil, das Mittelstück und den Endteil. Der Anfangsteil liegt nach Ellenberger-Baum ([66]) im knöchernen Tränenkanal des Tränenbeins und z. T. in einer Rinne, dem Sulcus lacrimalis des Oberkieferbeins, das Mittelstück im Sulcus lacrimalis des Oberkieferbeins in der Höhe des mittleren Nasenganges und der Endteil frei unter der Schleimhaut des mittleren und dann des ventralen Nasenganges. Solches Verhalten zeigt das Pferd. Beim Rinde verläuft der Kanal mehr gestreckt. Beim Schweine mündet der Kanal meist schon am Rachenende der ventralen Muschel in den ventralen Nasengang aus; es ist also scheinbar nur sein Anfangsdrittel zugegen. Das Mittelstück fehlt tatsächlich meist gänzlich, und das Endstück ist oftmals in Form eines rachenwärts blinden Kanales, ventral von der ventralen Muschelfalte gelegen, vorhanden. Beim Hunde verläuft der Tränenkanal entweder wie beim Pferde und der Katze ohne Unterbrechung bis zum Nasenloch, oder er besitzt trotz dieses Verlaufes am Ende des knöchernen Kanales eine Öffnung an der lateralen Fläche der ventralen Muschel in dem ventralen Nasengange.

Mikroskopisch ist die Schleimhaut der Tränenröhrchen (Fig. 409 *f*) mit einem mehrschichtigen Plattenepithel ausgekleidet (Walzberg [290]); nur beim Pferde ist dieses durch ein mehrschichtiges Zylinderepithel ersetzt (Kitt [189]). Auch in den vom Knochen umhüllten Teilen der Kanälchen des Schweines soll zylindrisches Epithel zugegen sein (Walzberg). Die Propria ist reich an elastischen Fasern und enthält bei Pferd und Rind viele Lymphzellen eingelagert, denen Eosinophile untermischt sind. In der Umgebung der Tränenröhrchen trifft man vom Musculus orbicularis abstammende quergestreifte Muskelzellen ohne regelmäfsige Anordnung an, die in keinerlei Beziehungen zu den Kanälen treten. Ein Hornerscher Muskel fehlt den Tieren nach Walzberg ([290]) und Klodt ([147]). Tränensack und Tränennasengang besitzen ein wenigschichtiges Zylinderepithel, das zum Teil Flimmerhaare tragen soll (Walzberg) und in der Nähe der Ausmündung bei der Ziege Becherzellen enthält. Im Anfangs- und Mittelstück des Tränenkanales ist die Propria beim Pferde reich an Lymphzellen und Follikeln, deren Anzahl mit der Entfernung vom ampullenartigen Anfangsteil stetig abnimmt (Kitt [189]). Im knöchernen Teile des Kanales ist derselbe von zahlreichen cavernösen Hohlräumen umgeben, die Kitt für Venen, also für einen Schwellkörper, hält, und die nach Walzberg beim Hunde und Schweine von Bündeln glatter Muskulatur begleitet sind. Dieses Venengeflecht sitzt nach Kitt in einem eigenartigen Maschenwerk, welches durch dicke Bindegewebsbündel und zahlreiche Hohlräume ge-

bildet wird und eine besondere Wandschicht des fraglichen Abschnittes darstellt. Auch auf den mittleren Teil ziehen sich derartige Hohlgänge mit Endothelauskleidung hinüber. Der Endabschnitt des Tränenkanales ist zum Teil dicht unter der Nasenschleimhaut gelegen, so dafs die Drüsen derselben in dichte Nähe des Kanales kommen. Aber nur beim Pferde münden solche Drüsen nach Kitt ([189]) in den Endteil des Ganges ein. Walzberg ([290]) fand aufserdem beim Schweine Drüsen im ganzen Nasengange und auch in den benachbarten Abschnitten der Tränenröhrchen.

Genaueres über Blutgefäfs- und Nervenversorgung der tränenabführenden Kanäle ist nicht bekannt. Zu Tränenröhrchen und Tränensack ziehen nach Ellenberger-Baum ([66]) Fäden, die vom N. infratrochlearis bezw. nasociliaris kommen.

Die tränenabführenden Wege der Vögel stimmen im wesentlichen mit denen der Säuger überein. Die zwei spaltförmigen Puncta lacrimalia führen in je ein Tränenröhrchen, und diese vereinigen sich zum Tränenkanal, der in die Rachenhöhle ausmündet. Ein Tränensack fehlt. Am Lide sieht man nach Hoffmann ([119]) eigenartige Rinnen, die zu den Tränenpunkten hinführen und der Leitung der Tränen dienen.

Die Blutgefäfse des Bulbus (vergl. Fig. 414 und 415).

1. **Arterien.** Bei unseren Haustieren existieren im allgemeinen 2 Arterien für die Ernährung des Bulbus und des Sehnerven, eine Art. ophthalmica externa und eine Art. ophthalmica interna. Die letztere ist bei weitem die schwächere, entspringt aus der Hirnarterie, der Art. carotis interna, und beschränkt sich in der Hauptsache auf die Vascularisierung des Sehnerven, versorgt jedoch bei gewissen Tieren zu einem Teile auch die Retina (s. unten). Die starke äufsere Augenarterie ist wesentlich für den Bulbus bestimmt und stellt einen Zweig der durch den Canalis alaris des Keilbeines in die Orbita tretenden Art. maxillaris interna dar, die von der Art. carotis externa abzweigt. Die Gefäfse des Bulbus lassen sich in zwei grofse Gebiete trennen, in das Aderhaut- oder Ciliargefäfsgebiet und in das Netzhautgebiet, die beide an der Eintrittsstelle des Sehnerven in mehr oder weniger ausgiebigem Zusammenhange stehen, und denen man als 3. System das Bindehautgefäfsgebiet anreihen kann.

a) Das Aderhaut- oder Ciliargefäfsgebiet.

Von der A. ophthalmica externa spaltet sich eine ganze Anzahl von kurzen Arterien ab, die in der Gegend des hirnseitigen (Opticus-)Poles an die Sclera treten, Äste für die Sehnervenscheiden und das episclerale Gefäfssystem abgeben, dann die Sclera durchbohren und in der Chorioidea sich verbreiten (*m*), das sind die zahlreichen Aa. ciliares posteriores breves (*a*). Daneben dringen von der Opticusseite des Bulbus hinten her 2 Aa. ciliares posteriores longae (*b*) in den Bulbus ein, deren eine temporal (A. iridis temporalis), die andere nasal (A. iridis nasalis) im horizontalen Meridian verläuft. Entgegen den Verhältnissen beim Menschen geben die langen Ciliararterien aber im ganzen Verlaufe zum Ciliarkörper hin eine Anzahl von Ästen an die Chorioidea ab, die wir auch als Art. cil. post. breves (*b'*) bezeichnen. Aufserdem ziehen kleine Zweige zur Eintritts-

stelle der Sehnerven hin (s. unten). Bevor die beiden Irisarterien die Aderhautgrenze corneawärts überschreiten, geben sie bei Hund und Katze Zweige ab (H. Virchow[284]), die zu einem mehr oder weniger geschlossenen Ringgeflechte sich vereinigen, das vom Circulus arteriosus iridis maior und von den Chorioidealarterien Zuflüsse erhält und andererseits vor allem nach dem Ciliarkörper hin Äste entsendet.

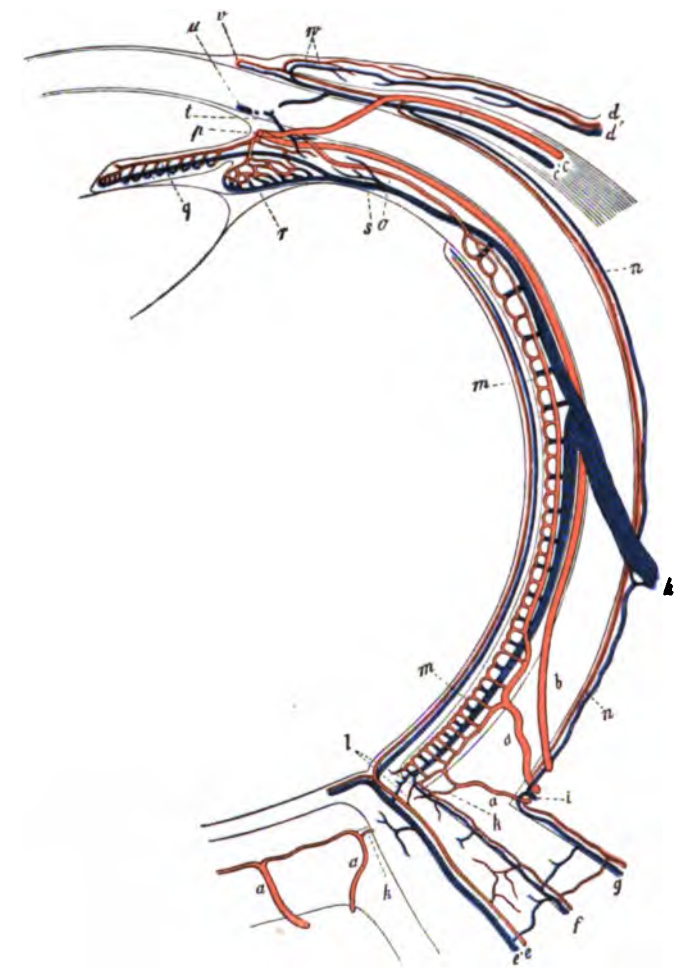


Fig. 414. Gefäfsschema des Auges vom Menschen nach Leber.
a Art. cil. post. brev. *b* Art. cil. post. long. *c, c'* Art. u. Ven. cil. ant. *d, d'* Art. u. Ven. conj. post. *e, e'* Art. u. Ven. centr. ret. *f* Gefäfse der inneren, *g* Gefäfse der äufseren Opticusscheide. *h* Ven. vorticosa (Ven. cil. post. long.). *i* Ven. cil. post. brev. *k* Cilioretinaler Ast. *l* Anastomose zwischen Chorioideal- u. Opticusgefäfsen. *m* Choriocapillaris. *n* Episclerale Gefäfse. *o* Art. recurrens chorioideae *p* Circulus art. irid. mai. im Querschnitt. *q* Irisgefäfse. *r* Ciliarfortsatzgefäfse. *s* Vene aus dem Ciliarmuskel, die zur Vortexvene hinzieht. *t* Vene aus dem Ciliarmuskel, die zur vorderen Ciliarvene hinzieht. *u* Plexus venosus ciliaris. *v* Randschlingennetz der Hornhaut. *w* Art. u. Ven. conj. ant.

Im weiteren Verlaufe treten die langen hinteren Ciliararterien zum Ciliarmuskel heran, an den sie Zweige abgeben, und teilen sich dort in je

2 divergierende Äste, die sich, an dessen corneaseitigem Ende oder mehr nach der Irisbasis hin gelegen, zu einem mehr oder weniger vollständigen Ring vereinigen, zum Circulus arteriosus iridis maior (*p*), an dessen Bildung sich auch die vorderen Ciliararterien (*c*) beteiligen (s. unten). Vom Irisring aus ziehen neben Gefäfsen für die Regenbogenhaut Äste zum Ciliarmuskel, eventuell zum oben geschilderten Chorioidealring, vor allem aber zu den Ciliarfortsätzen hin (*r*). Die Äste zur Iris (*q*) durchsetzen dieselbe radiär, um sich vor allem im Schliefsmuskel der Pupille zu verästeln, ohne dafs wahrscheinlich bei Tieren noch ein Circulus arter. irid. min. gebildet wird. In das Traubenkorn dringen ebenfalls Gefäfse ein (*q'*). Auch die Arteriae ciliares anteriores (*c*) beteiligen sich an der Ernährung der corneaseitigen Abschnitte der mittleren Augenhaut. Während diese Gefäfse beim Menschen aus den Arterien der 4 geraden Muskeln

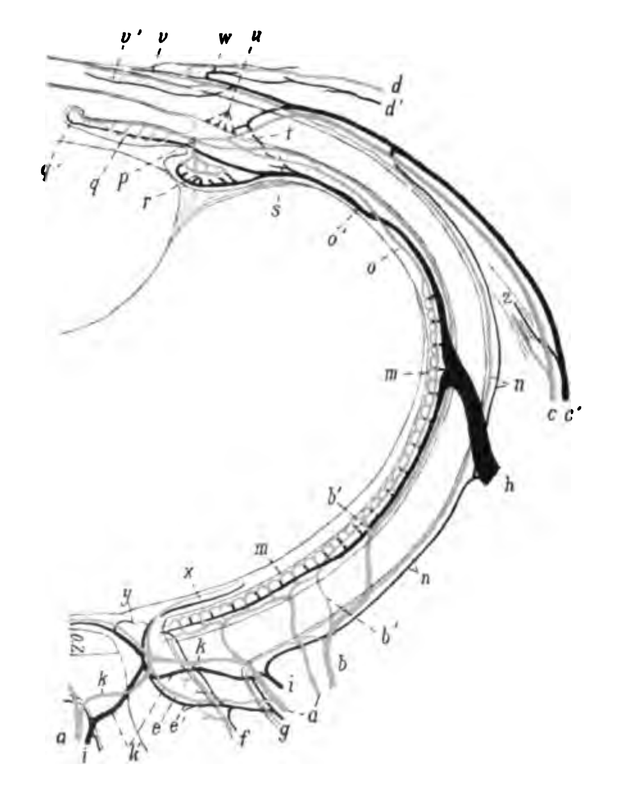


Fig. 415. Gefäfsschema des Auges vom Pferde (unter Benutzung des in Fig. 414 dargestellten Schemas gefertigt).

Bezeichnungen wie in Fig. 414. Dazu: *b'* Äste der Art. cil. post. long. an die Chorioidea. *o'* Venen des Ciliarkörpers. *q'* Gefäfse im Traubenkorn. *v* Oberflächliche, *v'* tiefe Hornhautschlinge. *x* Retinalgefäfse, die bei allen anderen Tieren bis zur Ora serrata hinziehen; diese Gefäfse entspringen wohl aus einer Zentralarterie (*e*), aber diese ist nur sehr schwach, und die Hauptmenge des Blutes wird durch cilioretinale Verbindungen (*k* Arterie, *k'* Vene) zur Retina geleitet. *y* Kapillare Schlingen im Bereiche der Pupille. *z* Augenmuskelgefäfse, als Äste der Vasa cil. ant.

entspringen, sind die vorderen Ciliararterien bei Tieren (Bach[13]) direkte Äste der Art. ophthalmica externa. Das Pferd besitzt deren nur 2, eine

dorsale und eine ventrale, die nahe dem Hornhautrande an der Oberfläche der Sclera sich auflösen und ein dichtes Geflecht bilden, von dem Äste zum episcleralen Netz hinziehen und mit den episcleralen Zweigen der hinteren kurzen Ciliararterien anastomosieren. Von dem Ringgeflechte am Corneoscleralbord ziehen Gefäfse zur Cornea hin, die teils deren oberflächlich gelegenes Randschlingennetz (*v*), teils die tiefen Schleifen (*v'*) bilden. Andere Zweige durchbohren die Sclera vollständig, ziehen nach Abgabe kleiner Äste für den Musculus ciliaris und die Chorioidea (Art. recurrentes [*o*], die auch zum Teil von den langen hinteren Ciliararterien abgegeben werden) zum Circulus arteriosus iridis major (*p*) hin.

b) Das Netzhautgefäfsgebiet.

Für die Netzhaut ist zunächst die Arteria centralis retinae (*e*) bestimmt, die bei den Tieren jedoch nur schwach ausgebildet ist, erst dicht am Bulbus in den Sehnerven eintritt und durch Anastomosen von den hinteren Ciliararterien m. od. w. reichliche Mengen Blutes erhält. Nach H. Virchow ([284]) entspringt die Art. centr. retinae bei den Fleischfressern aus der Arteria ophthalmica interna (somit beteiligt sich bei diesen Tieren auch die innere Augenarterie an der Ernährung der Retina), während andere Autoren (Langenbacher[159], Staiger[258], Stockmayer[262]) dies Gefäfs bei den Tieren aus dem Gebiete der Art. ophth. ext. hervortreten lassen. Nach ihnen stellt die Zentralarterie entweder einen direkten Ast dieses Gefäfses dar, oder sie wird von einer der hinteren Ciliararterien (*a*) bezw. von dem den Sehnervenkopf umspinnenden Zinnschen Circulus arteriosus nervi optici abgegeben. Nun ist aber diese Arteria centralis retinae bei allen Tieren ein nur schwaches Gefäfs, welches nicht ausreichen würde, die Retina zu ernähren. Es treten vielmehr, wie oben schon angedeutet wurde, von den hinteren Ciliararterien her eine mehr oder weniger grofse Anzahl von Hilfsgefäfsen zur Achsenarterie, die cilioretinalen Äste (*k*), und diese stehen zum Grade der Ausbildung der Zentralarterie in umgekehrtem Verhältnis. Während im allgemeinen bei den Artiodactylen die Zentralarterie verhältnismäfsig stark und die cilioretinalen Gefäfse schwach sind, nimmt beim Hunde die Weite der ersteren ab, die der letzteren zu, und bei der Katze und dem Pferde stellen die cilioretinalen Gefäfse bei weitem die Hauptzweige für die Retina dar, womit eine starke Rückbildung, eventuell ein Schwinden der Zentralarterie einhergeht. Bei den Tieren ist also das Netzhautsystem weit weniger selbständig als beim Menschen, bei dem nach Leber ([168]) die Art. centr. retinae schon in der Tiefe der Orbita entweder direkt aus der Art. ophthalmica oder aus einem ihrer Äste entspringt. Beim Pferde ist das vascularisierte Gebiet der Netzhaut dem der anderen Tiere und des Menschen (Fig. 414) gegenüber ein sehr beschränktes.

c) Das Bindehautgefäfsgebiet.

Der gröfsere Teil der Scleralbindehaut, sowie die gesamte Lidbindehaut und die Lider erhalten ihr Blut beim Menschen von den Art. palpebrales mediales und laterales. Die zur Conjunctiva bulbi hinziehenden Äste sind die Art. conjunctivales posteriores (*d*). Der der Cornea benachbarte Teil der Augapfelbindehaut erhält aber sowohl beim Menschen wie bei den Tieren (Bach[18]) Zweige von den

vorderen Ciliararterien, die Arteriae conjunctivales anteriores (*w*), die mit den genannten, von hinten kommenden Gefäfsen anastomosieren und auch mit dem Hornhautgefäfssystem (*v*, *v'*) in Zusammenhang stehen.

2. **Venen.** Auch das Venensystem des Auges läfst sich in dieselben Gebiete teilen, in das Aderhaut-, Netzhaut- und Bindehautgebiet.

a) Das Aderhautgebiet hat als abführende Hauptgefäfse die Venae vorticosae (Venae ciliares posteriores longae [*h*]), neben denen die wenigen kleinen Venae ciliares posteriores breves (*i*) nur eine geringe Rolle spielen. Die Wirbelvenen führen die Hauptmengen des Blutes aus der Iris, dem Ciliarkörper und der Chorioidea weg und treten bei den meisten Tieren in der Vierzahl (je eine für jeden Quadranten) auf. Wirbelartig fliefsen die Venen der Chorioideaquadranten zu je einer Sammelstelle hin, die Venae vorticosae bildend, die alsbald die Sclera durchbohren und mit den Muskelvenen sich verbinden. An der irisseitigen Grenze der Chorioidea sind die zu den Wirtelvenen hinziehenden Äste durch reichliche Anastomosierung zu einem Ringplexus vereinigt, zum Plexus venosus Hovii, und in diesen münden die meridional angeordneten Venen des Ciliarkörpers (*o'*), welche ihrerseits die radiären Venen aus der Iris aufnehmen. Nur eine geringe Anzahl der Venen des Ciliarmuskels durchbohrt die Sclera. Diese Äste bilden die Venae ciliares anteriores (*c*), die die Venen des Hornhautrandes (*v*, *v'*) und der Bindehaut (*w*) aufnehmen. Auf dem Wege durch die Sclera senden die im Ciliarmuskel entspringenden Wurzeln der vorderen Ciliarvenen Verbindungsäste zum Plexus venosus ciliaris (*u*) hin. Sowohl die Verhältnisse der Vortexvenen wie auch die der vorderen Ciliarvenen weichen bei den Fleischfressern etwas von dem Geschilderten ab; ich verweise auf das bei den genannten Venen Gesagte. Von Ästen der vorderen und der hinteren Ciliarvenen wird wie bei den Arterien ein episclerales Netz (*n*) gebildet. Die Ciliarvenen anastomosieren ebenfalls mit den Sehnervenscheiden- und Netzhautvenen.

b) Die Venen des Netzhautgebietes (*x*) verhalten sich wie dessen Arterien und ebenso

c) die Venen des Bindehautgebietes (*d'*).

Das Lymphsystem des Bulbus.

Der Bulbus besitzt keinerlei Lymphgefäfse; es kommen solche nur in den Augenlidern vor. Dafür aber finden sich am Augapfel eine Anzahl von Lymphräumen, die den serösen Höhlen des Körpers gleichzustellen sind. Als solche Räume sind aufzufassen: die Vorderkammer mit den Spatia anguli iridis, die Hinterkammer mit den Spatia zonularia, der Canalis hyaloideus des Glaskörpers, die Perivascularräume der Netzhaut und des Sehnerven, der Perichorioidealraum, der Tenonsche Raum und der Intervaginalraum des Opticus.

Nach Schwalbes Untersuchungen ([251]) kann man das Lymphsystem des Bulbus in vordere (corneaseitige) und hintere (hirnseitige) Lymphbahnen teilen.

Zu den ersteren Lymphbahnen gehören die Vorderkammer mit den Spatia anguli iridis und die Hinterkammer mit den Spatia zonularia. Die beiden Kammern enthalten den Humor aqueus, der der Körperlymphe in seiner Zusammensetzung zwar nicht gleicht, aber als Filtrat aus dem Gefäfsnetz der

Ciliarfortsätze aufzufassen ist (Leber[168]). Sie stehen durch Vermittlung der Spatia anguli iridis mit dem **Plexus** ciliaris venosus in engen Beziehungen insofern, als durch diesen Venenring der **Humor aqueus** abgeleitet wird. Die Abfuhr des Kammerwassers erfolgt also durch das Venensystem.

Zwischen beiden Lymphbahnsystemen ist der Glaskörperraum eingeschaltet. Der Glaskörper enthält in den Maschen eines Fadengerüstes eine reichliche Menge Flüssigkeit, den Humor vitreus, die in bezug auf die Zusammensetzung dem Kammerwasser sehr nahe steht. Er ist von der Hinterkammer bezw. den Spatia zonularia nur durch die stark durchlässige Membrana hyaloidea getrennt. Die Abfuhr dieser Flüssigkeit erfolgt in der Hauptsache nach der Hinterkammer hin, während die durch Vermittlung des Canalis hyaloideus zu den noch zu besprechenden Perivascularräumen der Netzhautgefäſse abgeführten Wassermengen nur geringe sind.

Zu den hirnseitigen (opticusseitigen) Lymphbahnen (Fig. 416) rechnet man den Canalis hyaloideus, die Perivascularräume der Netzhaut und des Sehnerven, den Perichorioidealraum, den retrobulbären und supravaginalen (Tenonschen) Raum und den Intervaginalraum des Opticus.

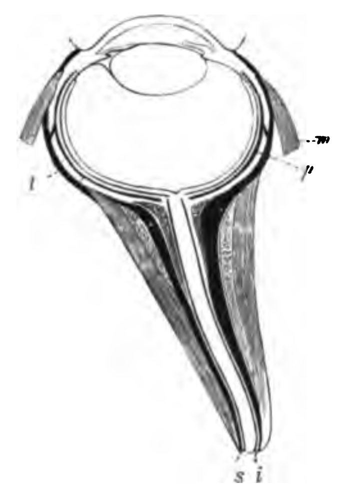


Fig. 416. Schema der hinteren Lymphbahnen des Auges vom Schweine nach Schwalbe. Die perivasculären Räume der Retina sind fortgelassen.

p Perichorioidealraum, der durch perivasculäre Räume der Vv. vorticosae mit *t*, dem peribulbären (Tenonschen) Raume, in Verbindung steht. Links ist das Verhalten der an den Bulbus sich ansetzenden Muskeln zum Tenonschen Raume angegeben. *i* Sub- oder intervaginaler Raum des Sehnerven. *s* Supra- oder perivaginaler (Tenonscher) Raum. *m* Musculus rectus; etwa parallel zum Sehnerven, an dessen Oberfläche gelegen, die Retractoren.

Durch den Canalis hyaloideus wird — wie schon angegeben — eine geringe Menge von Humor vitreus hirn-(opticus-)seitig geleitet in die Perivascularräume der Netzhaut, die durch Vermittlung der Perivascularräume des Sehnerven in direktem Zusammenhange mit dem intervaginalen Lymphraume des Opticus (Fig. 416 *i*) stehen. Die Lymphe des Perichorioidealraumes (*p*) wird durch die perivasculären Räume der Venae vorticosae und auch der Venae ciliares posteriores breves in den peribulbären (Tenonschen) Raum (*t*) abgeleitet, der durch die Tenonsche Fascie nach dem Fettpolster hin abgegrenzt ist. Er liegt der Auſsenfläche der Sclera an und setzt sich nach dem Gehirn zu in einen gleichgebauten, den Sehnervenscheiden auſsen anliegenden Raum fort. Der Tenonsche Raum umgibt also als peribulbärer Raum (*t*) den Bulbus, als supravaginaler (*s*) den Opticus. Mit dem supravaginalen Raume steht durch perivasculäre Räume der Dura aber auch der Intervaginalraum des Sehnerven (*i*) in Verbindung, der aus dem Subarachnoideal- und Subduralraum sich zusammensetzt und die direkte Fortsetzung des gleichnamigen Lymphraums der Gehirnscheiden darstellt. Somit trifft im supravaginalen Raume die aus dem Perichorioidealraum usw. abgeführte Lymphe mit der aus den Perivascularräumen der Netzhaut usw. herstammenden zusammen; derselbe Raum steht auf der anderen Seite mit den groſsen Lymphspalten des Schädels in Verbindung.

Diesen serösen Räumen sind die Lymphwege der Conjunctiva gegenüberzustellen, die durch echte Lymphgefäſse gebildet werden. Die Bindehaut besitzt nach verschiedenen Autoren ein oberflächliches und ein tiefes Lymph-

gefäſsnetz, die beide untereinander im Zusammenhang stehen und sowohl an der Conj. palpebrarum wie auch an der Conj. bulbi vorhanden sind. Das Nähere siehe Seite 534. Daſs in der Cornea das früher als bestehend angenommene Kanalsystem Recklinghausens nicht existiert, ist oben auseinandergesetzt worden.

Die Entwicklung des Auges*).

Das Auge stellt in einer frühen Entwicklungsperiode ein blasiges Organ dar, welches durch einen hohlen Stiel mit dem Gehirn, und zwar dem primitiven Vorderhirn in Verbindung steht. Es tritt uns also diese primitive Augenblase als ein peripher vorgelagerter Teil des Gehirnes entgegen; sie hat sich somit aus dem Ektoderm entwickelt. Die erste Anlage zu dieser Blase findet sich schon zu einer Zeit, zu der das Medullarrohr am vorderen Ende noch offen ist, in Gestalt von je einer lateral gerichteten Aussackung der Medullarplatte, der Seh- oder Augengrube. Diese Grube wird tiefer und tiefer (Fig. 417 *I c*), und das Hohlgebilde schnürt sich an der Verbindungsstelle mit dem Gehirn mehr und mehr ab (Fig. 417 *II* und *III c*), so daſs die oben geschilderte Form der Augenblase entsteht. Zeitweilig schiebt sich zwischen das Ektoderm, welches die Augenanlage lateral überzieht, und diese selbst Mesenchym ein, jedoch verschwindet dasselbe wieder, sobald die Linsenbildung anhebt, um später abermals und dann dauernd zu erscheinen. Es macht sich nämlich in der Höhe der Augenblase am Ektoderm eine Verdickung durch Zellwachstum bemerkbar, die Linsenplatte (Fig. 417 *II f*). Deren Zellen sind hochzylindrisch und schmal. Bald senkt sich die Platte etwas ein und bildet die Linsengrube (Fig. 417 *III f*). Diese wird allmählich tiefer zum Linsensäckchen (Fig. 417 *IV f*) und schnürt sich schlieſslich vom Ektoderm ab, so daſs das hohle Linsenbläschen entsteht (Fig. 417 *V f*). Während dieses Vorganges lösen sich mehr oder weniger zahlreiche Epithelien der Linsenanlage im Innern aus dem Zellverbande los, legen sich der Oberfläche der Zylinderzellen an und verschwinden durch Zerfall schlieſslich wieder vollständig. Die Zellen der proximalen Wand des Bläschens, d. h. der Wand, die der Augenanlage und nicht dem Ektoderm zugelagert ist, wachsen in die Länge zu hohen Zylindern aus und springen in der Gesamtheit hügelartig in den lichten Raum des Linsenbläschens vor, den sie allmählich einengen und naturgemäſs lateral verlagern (Fig. 417 *VI f*). Jede dieser wuchernden Zellen wandelt sich allmählich zu einer kernhaltigen Linsenfaser um, während die Zellen der distalen, also ektodermseitigen Wand die ursprüngliche Gestalt bewahren und die Linsenepithelien der ausgewachsenen Linse darstellen. Die Fasern des Zentrums verlieren ihren Kern durch Chromatolyse. Allmählich ist als cuticulares Ausscheidungsprodukt der Linsenzellen die Linsenkapsel entstanden. Während die Linse alle diese Entwicklungsphasen durchmacht, laufen auch an der Augenblase wichtige Vorgänge ab. Aus der primitiven Blase (Fig. 417 *II c, e*) wird durch komplizierte Wachstums- bezw. Einstülpungsprozesse ein doppelwandiger Becher, der Augenbecher (Fig. 417 *III* bis *IV*, Fig. 418 und 419), die sekundäre Augenblase der Autoren, gebildet. Die Blase wird nämlich dadurch, daſs sie infolge starker Zellvermehrung lateral gegen das Ektoderm vordrängt, von der proximalen Seite her, also von dort her, wo die Linsenanlage der Augenblase anliegt, eingestülpt, und zwar so, daſs nur an den dorsalen und den Seitenteilen der Übergang der distalen in die proximale Wand

*) Die Literatur über die Entwicklung des Auges findet sich in: Nuſsbaum, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges im Handbuche der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch, 2. Aufl., II. Bd., VIII. Kap. — Froriep, Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere im Handbuche der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig, 1905, II. Bd., 2. Abt., 21. und 22. Lieferung, S. 139.



unter scharfem Winkel erfolgt. Ventral (vgl. Fig. 417 *IV* und *V*), wo geringes Wachstum herrscht, geht die distale Wand in sanftem Bogen in die proximale über. Die proximale Wand gelangt durch den Einstülpungsprozeſs in die Tiefe des sich bildenden Augenbechers. Der Umschlagsrand an den dorsalen und den Seitenteilen des Bechers wird nun durch weiteres Wachstum der genannten Teile lateral über die Linse vorgeschoben. Es entsteht dadurch, daſs die ventralen Enden der Seitenteile, die die Stelle minderen Wachstums ventral an der Augenanlage begrenzen, auch lateral über die Linse vorwachsen (vgl. Fig. 418 und 419), eine Spalte, die m. od. w. ventral geöffnet ist. Diese Spalte wird durch zwei Ränder begrenzt, an denen naturgemäſs ebenfalls das distale Blatt unter scharfem Winkel in das proximale sich umstülpt. Die Spalte be-

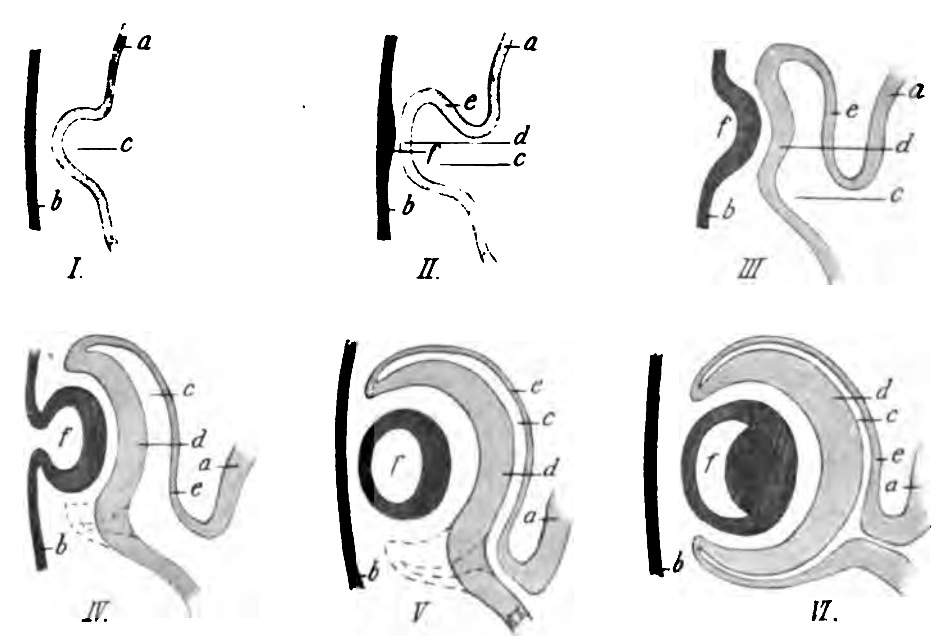


Fig. 417. Schema der Entwicklung der Linse und des Augenbechers bei den Säugetieren.
a Hirnwand. *b* Ectoderm, das über die Augenanlage hinwegzieht. *c* Hohlraum der (primitiven) Augenblase, Sehventrikel, der allmählich verschwindet und die direkte Fortsetzung des Hohlraumsystems des Gehirnes ist. *d* Proximale Wand der Augenblase, wird allmählich zur inneren Lage des doppelwandigen Augenbechers. *e* Distale Wand der Augenblase, wird allmählich zur äuſseren Lage des doppelwandigen Augenbechers. *f* Linsenanlage.
Die Schnittebene ist parallel zur Augenachse gerichtet und fällt in die Höhe der Augenspalte, deshalb sind in *IV* und *V* die die Spalte begrenzenden Ränder punktiert. In *VI* ist ein Stadium dargestellt, in dem die Verwachsung der Spalte beendet ist.

zeichnet man als die fötale Augenspalte oder die Becherspalte (Fig. 418 *i* und Fig. 419); sie erstreckt sich hirnwärts auch auf den kurzen Stiel des Augenbechers (Fig. 418 *h*), wo sie uns als allmählich verlaufende Augenstielrinne entgegentritt. Während im Anfangsstadium der Becherbildung der Hohlraum der Blase, der Sehventrikel (Fig. 417 *I—VI c* und Fig. 418 *d*), der durch den hohlen Stiel mit dem Kammersystem des Gehirnes zusammenhängt, noch beträchtlich groſs ist, wird er durch tiefere Einstülpung immer geringer, und schlieſslich legt sich das proximale Blatt fast in ganzer Ausdehnung dem distalen an, ohne mit ihm jedoch zu verwachsen. Ein Hohlraum bleibt nur noch am Umschlagsrande und im Stiele des Bechers

bestehen, der allerdings später auch an diesen Stellen vollständig verschwindet. Mit diesem Ventrikelraum ist natürlich der Becherraum nicht zu verwechseln, in dem die Linse und der später sich bildende Glaskörper liegt (Fig. 417 zwischen *f* und *d* und Fig. 418 *g*). Die Spalte im Augenbecher ist zunächst weit klaffend (Fig. 419); allmählich wird sie schmaler, die freien Ränder berühren sich, und es verschmelzen schliefslich je die Anteile des distalen und des proximalen Blattes miteinander. Nach Schlufs der Augenspalte besitzt der Augenbecher also nur noch eine lateral gerichtete Öffnung, die Pupillaröffnung, hinter der die Linse liegt. Die Pupillaröffnung wird von dem ziemlich scharfen Umschlagsrande des distalen oder äufseren (Fig. 417 *VI e*) in das proximale oder innere Blatt (Fig. 417 *VI d*) des doppelwandigen Bechers gebildet. Von vornherein zeigt das innere, proximale Blatt dem äufseren gegenüber eine stärkere Zellvermehrung; es ist dicker als das äufsere. Während das innere Blatt zunächst mehrschichtig bleibt, wandelt sich das äufsere zu einer einschichtigen Zellage um, und in diesen Zellen tritt alsbald Pigment auf. So wird die äufsere Lamelle zum Pigmentblatt der Retina, während die innere, mehrschichtige Lamelle nach Umlagerung und Differenzierung der Zellen zu den Nervenschichten der Retina, zum Retinalblatt sich umwandelt. Die Pigmentierung der äufseren Lamelle setzt dorsal zuerst ein, breitet sich ziemlich gleich-

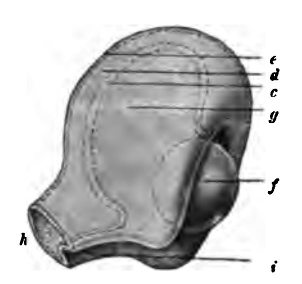


Fig. 418. Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper nach O. Hertwig. Seitenansicht.
d Hohlraum der (primitiven) Augenblase, Sehventrikel, der sich rückwärts in den des Stieles fortsetzt. *c* Innere Wand des Augenbechers. *e* Äufsere Wand des Augenbechers. *f* Linse. *g* Glaskörperraum. *h* Augenbecherstiel. *i* Augenbecherspalte, die sich auch auf den Stiel fortsetzt.



Fig. 419. Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse nach Froriep. Vorderansicht. Unter der Linse der Ort des geringen Wachstums, die fötale Becherspalte.

mäfsig aus und läfst zunächst nur den Bereich der verwachsenen fötalen Augenspalte frei. Diesen hellen Streifen am Augenbecher hielt man früher für eine Spalte in der Chorioidea und nannte diese Bildung deshalb die Chorioidealspalte. Allmählich erhält auch dieser Streifen Pigment und damit verschwindet jede Andeutung der Spaltbildung. Die innere Lamelle des Augenbechers wird nun beim zentralen Wachstum des Becherrandes über die Linse hinweg in der dem Umschlagsrande benachbarten Zone verdünnt (Fig. 420 *b*) und schliefslich einschichtig. Damit ist die Teilung in die lateral gelegene Pars caeca und in die mediale, hirnwärts gelagerte Pars optica retinae angedeutet. Die Pars caeca besteht somit aus zwei einschichtigen Epithellamellen, die am Pupillarrande des Augenbechers bogenartig ineinander übergehen. Später teilt sich diese Pars caeca mit der Differenzierung der mittleren Augenhaut in eine Pars ciliaris retinae und in eine Pars iridica retinae. Im Aufsenblatte beider Ab-

teilungen erhalten die Zellen wie die der Pars optica Pigmenteinlagerungen, während die Elemente der inneren Lamelle nur im Bereiche der Pars iridica retinae sich pigmentieren. Die innere Lage der Pars ciliaris retinae bleibt also wie die der Pars optica pigmentfrei. In dem vom Innenblatt umschlossenen Becherraum sitzt lateral die Linse. Diese füllt ihn aber nicht völlig aus, es bleibt vielmehr medial (hirnseitig) von ihr ein Teil frei, der vom Glaskörpergewebe ausgefüllt wird (Fig. 418 *g*). Früher glaubte man allgemein, dafs beim Einstülpungsprozefs der Augenblase durch die Augenspalte mit den Zentralgefäfsen Mesenchym in die Augenbecherhöhle gelangte, welches allein den Glaskörper liefere. Heute weifs man, dafs auch die Retina einen wesentlichen Anteil vor allem an der ersten Bildung des Glaskörpers hat.

Fig. 420. Meridionalschnitt des vorderen Bulbusteiles eines fast ausgetragenen Mäuseembryos nach O. Schultze. *a* Iris. *b* Pars iridicae retinae mit ihren zwei Blättern, die am Pupillarrande der Iris ineinander übergehen. *c* Vordere Augenkammer. *d* Cornea. *e* Membrana pupillaris. *f* Linsenepithel. *g* Art. hyaloidea.
Die Membrana pupillaris ist durch einen bei der Präparation entstandenen Spalt von der vorderen Linsenfläche abgehoben. Am Rande des Augenbechers beginnt bereits die dünnere Pars caeca retinae sich auszubilden. Die Iris ist noch wenig weit vorgewachsen und demgemäfs die Pupille weit.

Der Augenbecher ist schon ziemlich früh allseitig vom Kopfmesenchym hüllenartig umschlossen; dieses fehlte nur für kurze Zeit nach dem ersten Auftreten zwischen Augenbecher und Ektoderm (s. oben). Die Mesenchymhülle des Augenbechers sondert sich alsbald in zwei Schichten, in eine innere und in eine äufsere. Aus der inneren, blutgefäfsreichen bilden sich die Abschnitte der Tunica vasculosa, aus der äufseren die der Tunica fibrosa des Augapfels. Der Raum zwischen der Linse und des die Augenanlage überziehenden Ektoderms ist zunächst gleichmäfsig von Mesenchym erfüllt. Später tritt in demselben eine Zweiteilung ein, dadurch, dafs in ihm eine allmählich einheitlich werdende Lymphspalte entsteht. Die eine Lamelle legt sich an das Ektoderm und wird zum Grundgewebe der Cornea und das Ektoderm zum Epithel desselben (Fig. 420 *d*), die andere, zarte, blutgefäfsreiche Schicht überzieht die Linse und wird zur Membrana pupillaris (Fig. 420 *e*). Der Spalt, der entstanden ist, ist die vordere Augenkammer (Fig. 420 *c*). In den peripheren Teilen dieser Vorderkammer ist die Trennung der beiden Lagen keine vollständige, sie sind beide vielmehr durch mehr oder minder zahlreiche Gewebsbalken untereinander verbunden, so dafs dort eine grofse Anzahl kommunizierender Lücken entsteht. Die Balken werden zu den Irisfortsätzen und dem Maschenwerk des Fontanaschen Raumes, die Räume sind die Spatia anguli iridis. In diesem Stadium ist die Cornea von der Sclera nicht zu

scheiden. Sie zeichnen sich beide durch Zellreichtum aus. Die mittlere Augenhaut reicht lateral bis zum Augenbecherrande, und dort geht deren Gewebe in das der zarten Membrana pupillaris über (Fig. 420). Der Augenbecherrand (Fig. 420 *b*) wächst nun mit der aufsen anliegenden, stärkeren Mesenchymschicht (Fig. 420 *a*) zentral weiter vor und bildet die Iris, die, solange die Membrana pupillaris noch besteht, einer Pupille entbehrt. Der Ciliarkörper entsteht später durch Faltenbildung der Retina zwischen dem Iristeil und dem Sehteil der inneren Augenhaut. In diese Faltungen wächst Mesenchym hinein, und so entstehen die Ciliarfortsätze. In der die Basis der Falten aufsen bedeckenden Mesenchymschicht bildet sich der Ciliarmuskel, während der Schliefsmuskel der Pupille aus einer Wucherung der Epithelzellen der Pars iridica retinae am Umschlagsrande entsteht; der Erweiterer der Pupille bildet sich aus der äufseren Epithellage der Pars iridica retinae. Die Elemente beider letztgenannten Muskeln sind also als Epithelmuskelzellen aufzufassen, da sie aus vom Ektoderm stammenden Epithelzellen entstehen. Der Rest der mittleren Augenhaut, die sich soweit erstreckt wie die Pars optica retinae, und die vor allem blutgefäfsreich ist, wird zur Chorioidea. In der gesamten mittleren Augenhaut treten die pigmentierten Bindegewebszellen erst ziemlich spät auf. Zwischen Chorioidea und Sclera bilden sich Lymphspalten aus, die zu den Perichorioidealräumen werden. Die Linse ist anfangs allseitig von Mesenchymgewebe umgeben, welches reich an Blutgefäfsen ist und die Membrana vasculosa lentis darstellt (Fig. 420). Die Gefäfse stammen z. T. von der Art. hyaloidea (A. centr. ret.) (Fig. 420 *g*), z. T. von der Iris. Normalerweise bildet sich dieses Gewebe lateral von der Linse zurück und läfst die Pupille und die hintere Augenkammer entstehen; im übrigen wandelt es sich zu Glaskörpergewebe um. Auch die Zonula ciliaris, das Aufhängeband der Linse, soll nach verschiedenen Autoren aus dieser Bindegewebsgrundlage entstehen, während neuerdings wohl einwandsfrei nachgewiesen ist, dafs die Zonulafasern nichts mit mesenchymatösem Gewebe zu tun haben, sondern als ektodermale Bildungen aufzufassen sind. Die zur Membrana vasculosa lentis hinziehenden Gefäfse bilden sich später zurück; es bleiben nur die retinalen Äste derselben (Zentralgefäfse des Opticus) und eventuell geringe Reste als Gefäfse des Conus hyaloideus zurück. Der Sehnerv entsteht aus dem zunächst hohlen Augenblasenstiel (Fig. 418 *h*). Dieser Stiel wird am Augenende durch die Zentralgefäfse rinnenartig eingestülpt (Fig. 418 *i*), und seine Wände verdicken sich, so dafs sein Lumen kleiner und kleiner wird und schliefslich verschwindet. In diesen allmählich solid werdenden Strang wachsen nach Differenzierung der Zellen in der Pars optica retinae zentripetal Neuriten der sogen. Opticusganglienzellen ein. Diese nehmen allmählich an Menge zu, und die vorhandenen Zellen wandeln sich zu Gliazellen um. Auch das Mesenchym der Umgebung beteiligt sich an der Bildung des Sehnerven, indem es das Material für das Gerüst und die Hüllen des Opticus liefert.

Der Bulbus liegt zunächst im Niveau der äufseren Haut des Kopfes. Die zum Epithel der Cornea gewordene Partie des Ektoderms setzt sich von der Umgebung in keiner Weise ab. Bald aber entstehen dorsal und ventral vom Bulbus horizontale Wülste, die seitlich bogenartig ineinander übergehen und allmählich als freie Falten über den Bulbus hinwegwachsen. Auf diese Weise entsteht um den Bulbus, soweit die Falten reichen, ein platter, ringförmiger Spaltraum, der Conjunctivalsack. Die Falten sind die Lidanlagen. Deren äufsere Bedeckung wird zur äufseren Haut der Lider, ihr innerer Überzug zur Lidconjunctiva, die am Grunde des Conjunctivalsackes auf den Bulbus als Scleralconjunctiva sich umschlägt und ihre Epithelschicht auch über die Cornea hinübersendet (Pars conjunctivalis corneae). Die Falten wachsen allmählich so weit über den Bulbus hinweg, dafs sich ihre freien Ränder berühren. Die Epithelschichten beider Lider verschmelzen dann an der Berührungsstelle mit-

einander, um sich erst kurz nach der Geburt oder wie bei den Fleischfressern einige Zeit später wieder zu lösen. Haare-, Talg- und Schweifsdrüsen bilden sich in der bekannten Weise aus dem Epithel der äufseren Decke der Lider, die Tarsaldrüsen analog den Talgdrüsen an der inneren Lidkante als zunächst solide Epithelsprossen. Das dritte Lid legt sich als faltenartige Wucherung der Conjunctiva im nasalen Lidwinkel an, in dessen mesenchymatöser Grundlage ein Knorpel sich ausbildet, und an dessen Grunde Epithelwucherungen zur Bildung der Drüsen des dritten Lides führen. Die Tränendrüse bildet sich im temporalen Teile der Conjunctiva des oberen Lides nahe dem Fornix aus in Form einer mehr oder weniger grofsen Anzahl von Epithelsprossen, deren Seitenwucherungen den einheitlichen Drüsenkörper ausmachen. Die tränenabführenden Wege entwickeln sich aus der vom nasalen Lidwinkel zur Mundbucht hinziehenden Augennasenrinne, deren Epithel in Form einer Leiste in die Tiefe wuchert, sich vom Oberflächenepithel und der Conjunctiva loslöst und zu einem Kanal sich umwandelt. Aus dieser Anlage entsteht der Tränennasengang; die Tränenröhrchen entwickeln sich sekundär als Sprossen vom Conjunctivalende dieses zunächst soliden Stranges aus*), die ihrerseits sich wieder mit dem Conjunctivalepithel verbinden. Beim Schweine bleibt diese Verbindung am unteren Röhrchen aus, und dieses endet deshalb blind unter der Bindehaut.

Literaturverzeichnis.

(In alphabetischer Anordnung.)

1. Aeby, Der Canalis Petiti und die Zonula Zinnii beim Menschen und den Wirbeltieren. Arch. f. Ophthalm. 28. I. 1882. S. 111. — 2. Agababow, Untersuchungen über die Natur der Zonula ciliaris. Arch. f. mikroskop. Anatomie 50. 1897. S. 563. — 3. Agababow, Über die Nervenendigungen im Corpus ciliare bei den Säugetieren und Menschen. Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiol. 14. 1897. S. 53. — 4. Agababow, Über die Nerven der Sclera. Arch. f. mikroskp. Anatomie 63. S. 701. — 5. Agababow u. Arnstein, Die Innervation des Ciliarkörpers. Anat. Anzeiger 8. 1893. S. 555 — 6. Alexander, Über die Lymphcapillaren der Chorioidea. Arch. f. Anat. und Physiol., anat. Abteilung. 1889. S. 116. — 7. Andoysky, Zur Frage über die Ganglienzellen der Iris. Arch. f. Augenheilkunde 34. 1897. S. 86. — 8. Angelucci, Histologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbeltiere. Arch. für Anat. und Physiol., physiol. Abtlg. 1878. S. 355. — 9. Angelucci, Über Entwicklung und Bau des vorderen Uvealtraktus der Vertebraten. Arch. für mikroskop. Anatomie 19. 1881. S. 152. — 10. Angely, Erlangen 1803; zitiert bei Wendt. — 11. Asayama, Zur Anatomie des Ligamentum pectinatum. Arch. für Ophthalm. 53. I. 1902. S. 113. — 12. Axenfeld, Über die Histologie der Tränendrüse, besonders über das Vorkommen von Fett in den Epithelien. Sitzungsber. der ophthalm. Ges. zu Heidelberg. 1900.

13. Bach, Über die Gefäfse des Pferdeauges mit besonderer Berücksichtigung der Gefäfsversorgung der Aderhaut. Arch. für Tierheilkunde 20. 1894. S. 241. — 14. Bach, Die Nerven der Augenlider in der Sclera beim Menschen und Kaninchen nach Untersuchungen mit der Golgi-Cajalschen Methode. Arch. f. Ophthalm. 41. III. 1895. S. 50. — 15. Bach, Die Nerven der Hornhaut und der Sclera mit der Golgi-Cajalschen Osmiumbichromat-Silber-Methode. Arch. für Augenheilkunde 33. 1896. S. 161. — 16. Ballowitz, Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Structur seiner grofsen Zellsphäre. Arch. für mikroskop. Anatomie 56. 1900. S. 230. — 17. Barabaschew, Beitrag zur Anatomie der Linse. Arch. f. Ophthalm. 38. III. 1892. S. 1. — 18. Bartels, Die fibrilläre Struktur der Ganglienzellschicht der Netzhaut (Ganglion opticum). Zeitschr. f. Augenheilkunde 11. 1904. S. 296. — 19. Baumgarten, Über die tubulösen Drüsen und die Lymphfollikel in der Lidconjunctiva des Menschen. Arch. f. Ophthalm. 26. I. 1880. S. 122. — 20. Bayer, Die Untersuchung der Tiere mit dem Augenspiegel. Österreich. Vierteljahresschrift für Veterinärkunde 55. 1881. S. 77. — 21. Bayer, Augenheilkunde, im Handbuch der tierärztlichen Chirurgie und Geburtshilfe von Bayer und Fröhner. 1900. — 22. Bayer, Augenheilkunde. II. Auflage. 1906. —

*) Fleischer, Die Entwicklung der Tränenröhrchen bei den Säugetieren. Arch. f. Ophthalm. 62. 1906. S. 379.



23. Beauregard, Etude du corps vitré. Journ. de l'anat. et de la physiol. 16. Paris. 1880. — 24. Becker, Über den Wirbel und den Kernbogen in der menschlichen Linse. Arch. f. Augenheilkunde 12. 1883. S. 127. — 25. Beer, Studien über die Accommodation des Vogelauges. Arch. f. d. ges. Physiologie 53. 1893. S. 175. — 26. Berger, Beiträge zur Anatomie der Zonula Zinnii. Arch. f. Ophthalm. 28. II. 1882. S. 28. — 27. Berger, Bemerkungen über die Linsenkapsel. Zentralblatt für Augenheilkunde 6. 1882. S. 2. — 28. Berger, Zur Kenntnis vom feineren Bau des Sehnerven. Arch. f. Augenheilkunde 11. 1882. S. 314. — 29. Bielschowsky und Pollack, Zur Kenntnis der Innervation des Säugetierauges. Neurolog. Zentralblatt. 1904. Nr. 9. — 30. Bietti, Zur Frage der elastischen Gewebe im menschlichen Auge. Arch. f. Augenheilkunde 39. 1899. S. 260. — 31. Bowman, Observations on the structure of the vitreous humour. Dublin quart.-Journ. of med. science. 1848. — 32. Bruch, Zur Kenntnis des körnigen Pigments. Zürich, 1844. — 33. Bruch, Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie 4. 1853. S. 227. — 34. Brücke, Anatomische Untersuchungen über die sogenannten leuchtenden Augen bei den Wirbeltieren. Müllers Archiv. 1845. S. 386. — 35. Brücke, Über den Musculus Cramptonianus und über den Spannmuskel der Chorioidea. Müllers Archiv. 1846. S. 370. — 36. Bruns, Vergleichend-anatomische Studien über das Blutgefäfssystem der Netzhaut. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde. I. 1882. S. 77. — 37. Buchanan, The glands of the ciliary body. Journal of anatomy and physiologie. Vol. 31. 1896. N. S. Vol. XI.

38. Cajal, Ramon y, Die Retina der Wirbeltiere. Übersetzt von Greeff. 1894. — 39. Cajal, Ramon y, Das Neurofibrillennetz der Retina. Übersetzt von Fr. Kopsch. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. 21. 1904. S. 369. — 40. Canfield, Über den Bau der Vogeliris. Inaug.-Diss. Berlin, 1886. — 41. Carrière, Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig, 1885. — 42. Chauveau, Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques. 1890. — 43. Chievitz, Untersuchungen über die Area centralis retinae Arch. f. Anat. u. Physiol., anatom. Abtlg. 1899. Suppl.-Bd. S. 139. — 44. Chievitz, Über das Vorkommen der Area centralis in den 4 höheren Wirbeltierklassen. Arch. f. Anat. und Physiol., anat. Abtlg. 1891. S. 311. — 45. Ciaccio, Osservazioni interno alla struttura della conjunctiva umana. Bologna 1874. — 46. Ciaccio, Osservazioni interno alla membrana del Descemet e al suo endotelio. Memorie dell'accad. di Bologna. Soc. III. T. V. 1875. — 47. Cohnheim, Über die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut. Virchows Archiv 38. 1867. S. 343. — 48. Collins, The glands of the ciliary body in the human eye. Ophth. Review. 1892. p. 128. — 49. Colombo, Über den Nachweis elastischer Fasern in der Cornea einiger Säuger. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde 41. I. 1903. S. 332. — 50. Czermak, Zur Zonulafrage. Arch. für Ophthalm. 30. I. 1885. S. 79.

51. Deyl, Contribution à l'étude de l'anatomie comparée du nerf optique. Bibliographie anatomique 4. 1896. S. 61. — 52. Deyl, Über den Eintritt der Arteria centralis retinae in den Sehnerv beim Menschen. Anat. Anzeiger 11. 1896. S. 687. — 53. Dimmer, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Macula lutea des Menschen. Leipzig u. Wien 1894. — 54. Doenecke, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Augenlider beim Vogel und Haifisch. Inaug.-Diss. Leipzig 1899. — 55. Dogiel, Über den Musculus Dilatator Pupillae bei Säugetieren, Menschen und Vögeln. Arch. für mikroskop. Anat. 6. 1870. S. 89. — 56. Dogiel, Neue Untersuchungen über den pupillenerweiternden Muskel der Säugetiere und Vögel. Arch. f. mikrosk. Anat. 27. 1886. S. 403. — 57. Dogiel, Die Nerven der Cornea des Menschen. Anat. Anzeiger. 1890. Nr. 16 u. 17. S. 483. — 58. Dogiel, Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. I. Teil. Arch. f. mikroskop. Anat. 38. 1891. S. 317. — 59. Dogiel, Zur Frage über das Verhalten der Nervenzellen zueinander. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abtlg. 1893. S. 429. — 60. Dogiel, Die Nervenendigungen in der Tränendrüse der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. 42. 1893. S. 632. — 61. Dogiel, Die Nervenendigungen im Lidrande und in der Conjunctiva palpebrarum des Menschen. Arch. f. mikroskop. Anat. 44. 1894. S. 15. — 62. Dostoiewsky, Über den Bau des Corpus ciliare und der Iris der Säugetiere. Arch. f. mikroskop. Anat. 28. 1886. S. 91.

63. Ebner, Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Auflage. III Bd. 1902 — 64. Eggeling, Zur Morphologie der Augenlider der Säuger. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 39. 1904. S. 1. — 65. Eichbaum, Über die Bewimperung der Augenlider des Pferdes. Österr. Monatsschr. f. Tierheilkunde 16. 1892. S. 337. — 66. Ellenberger-Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. X. Aufl. Berlin 1903. — 67. Ellenberger-Günther, Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 2. Aufl. 1901. — 68. Elschnig, Der normale Sehnerveneintritt des menschlichen Auges. Klin. u. anat. Untersuch. Math.-naturw. Klasse der k. Akad. d. Wissensch. 70. 1900. — 69. Elschnig, Cilioretinale Gefäfse. Arch. f. Ophthalm. 44. 1897. S. 144. — 70. Emmert, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über Gröfse und Gewicht des Augapfels unserer Haustiere und seiner Bestandteile. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde 4. 1886. S. 40. — 71. Engelmann, Über Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut

unter dem Einflusse des Lichtes und des Nervensystems. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 35. 1885. S. 498. — 72. Enslin, Die Histologie der Carnucula lacrymalis des Menschen. Arch. f. Augenheilkunde 51. 1905. S. 253. — 73. Eversbusch, Vergleichende Studien über den feineren Bau der Iris. I. Der anatomische Grund der spaltförmigen Pupille. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde 1. 1882. S. 49. — 74. Eversbusch, Vergleichende Studien über den feineren Bau der Iris der Säugetiere. II. Muskulatur der Iris. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde 3. 1885. S. 33.

75. Faber, Der Bau der Iris des Menschen und der Wirbeltiere. Leipzig 1876. — 76. Fedorow, Zur Anatomie der Follikularentzündung der Bindehaut im Zusammenhang mit ihrem physiologischen Bau. Moskau 1896, aus Michel u. Nagels Jahresbericht d. Ophthalm. — 77. Fleischer, Beiträge zur Histologie der Tränendrüse und zur Lehre von den Sekretgranula. Habilitationsschrift. Wiesbaden 1904. — 78. Flemming, Über den Ciliarmuskel der Haussäugetiere. Arch. f. mikroskop. Anat. 4. 1868. S. 353. — 79. Fuchs, Zur Anatomie der Blut- und Lymphgefäfse der Augenlider. Arch. f. Ophthalm. 24. III. 1878. S. 1. — 80. Fuchs, Beiträge zur normalen Anatomie der menschlichen Iris. Arch. f. Ophthalm. 31. III. 1885. S. 39. — 81. Fuchs, Lehrbuch der Augenheilkunde. 3. Aufl. 1893. — 82. Fumagalli, Über die feinere Anatomie des dritten Augenlides. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 16. 1899. S. 129.

83. Ganser, Zur Anatomie der Katzenretina. Zeitschrift für vergl. Augenheilkunde 1. 1882. S. 139. — 84. Geberg, Über die Nerven der Iris u. des Ciliarkörpers bei Vögeln. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist. 1. 1884. S. 7. — 85. Gegenbauer, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898. — 86. Gerlach, Über das prismatisch gestaltete Ringband der Ciliargegend des menschlichen Augapfels. Beiträge zur normalen Anatomie des menschlichen Auges. Leipzig 1880. — 87. Greeff, Die Morphologie und Physiologie der Spinnenzellen im Chiasma, Sehnerven und der Retina. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abtlg. 1894. S. 550. — 88. Greeff, Über Zwillingsganglienzellen in der menschlichen Retina. Arch f. Augenheilkunde 35. 1897. S. 156. — 89. Greeff, Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. 2. Aufl. I. Bd. V. Kap. 1899. — 90. Greeff, Das Auge. Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie von Orth. 1902. — 91. Green, Über die Bedeutung der Becherzellen in der Conjunctiva. Arch. f. Ophthalm. 40. I. 1894. S. 1. — 92. Grünhagen, Über das Vorkommen eines Dilatator pupillae in der Iris beim Menschen und den Säugetieren. Zeitschr. f. ration. Medizin 28. 1866. S. 180. — 93. Grünhagen, Über den vermeintlichen Dilatator pupillae der Kanincheniris. Zeitschr. f. ration. Medizin 36. 1869. S. 40. — 94. Grünhagen, Zur Frage über die Irismuskulatur. Arch. f. mikrosk. Anat. 9. 1873. S. 286. — 95. Grünhagen, Über die hintere Begrenzungsschichte der menschlichen Iris. Arch. f. mikrosk. Anat. 9. 1873. S. 726. — 96. Grünhagen, Über die Muskulatur und die Bruchsche Membran der Iris. Anat. Anzeiger 3. 1888. S. 27. — 97. Grunert, Der Dilatator pupillae des Menschen, ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Irismuskulatur. Archiv für Augenheilkunde 36. 1898. S. 319. — 98. Grunert, Die Lymphbahnen der Lider. Bericht der ophthalm. Gesellsch. Heidelberg 29. 1901. S. 201. — 99. Grynfeldt, Le muscle dilatateur de la pupille chez les mammifères. Annales d'oculiste 71. 1898. S. 331. — 100. Gutmann, Über Lymphbahnen der Cornea. Bericht des VII. internat. Ophthalmologen-Kongresses. Heidelberg 1888. S. 408 u. Arch. f. mikrosk. Anat. 32. 1888. S. 593. — 101. Gutmann, Über die Natur des Schlemmschen Sinus und seine Beziehungen zur vorderen Augenkammer. Arch. f. Ophthalm. 41. I. 1895. S. 28. — 102. Gutmann, Zur Histologie der Ciliarnerven. Arch. f. mikroskop. Anat. 49. 1897. S. 1. — 103. Gutmann, Über kollagenes und protoplasmatisches Gewebe der menschlichen Iris. Zeitschr. f. Augenheilkunde 10. 1903. S. 8.

104. Hajnal, Sind die unteren Augenlider des Pferdes bewimpert? Veterinarius 12. 1892 (Ungarisch). Ref. im Jahresber. über Veterinärmedizin von Ellenberger-Schütz. 1892. — 105. Halm, Untersuchungen über den histologischen Bau der Ciliarnerven. I. Extraocularer Teil. Wiener klinische Wochenschrift. 1897. Nr. 31. — 106. Hannover, Recherches microscopiques sur le système nerveux. 1844. — 107. Harder, Glandula nova lachrymalis una cum ductu excretorio in Cervis et Damis detecta. Acta Eruditorum publ. Lipsiae 1694. — 108. Hasche, Das Irispigment des Katzenauges. Inaug.-Diss. Rostock 1902. — 109. Heerfordt, Studien über den Musculus dilatator pupillae. Anatom. Hefte 14. 1900. S. 487. — 110. Heine, Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Accommodation des Vogelauges. Arch. f. Ophthalm. 45. 1898. S. 469. — 111. Henckel, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Anat. Hefte 10. 1898. — 112. Henle, Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen 1866. — 113. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. II. Bd. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875. — 114. Henle, Zur Anatomie der Kristallinse. Abhandl. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen 23. 1879. — 115. Herzog, Über die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges.

Zeitschr. f. Augenheilkunde 7. 1901. S. 47. — 116. Herzog, Die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges. Arch. f. mikrosk. Anat. 60. 1902. S. 517. — 117. Hesse, Über die Verteilung der Blutgefäfse der Netzhaut. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abtlg. 1888. S. 219. — 118. His, Abbildungen über das Gefäfssystem der menschlichen Netzhaut und derjenigen des Kaninchens. Arch. f. Anat. u. Physiol, anat. Abtlg. 1880. S. 224. — 119. Hoffmann, B., Die Tränenwege der Vögel und Reptilien. Diss. Halle 1882. — 120. Hoffmann, F. W., Zur vergleichenden Anatomie der Lamina cribrosa nervi optici und einiger angrenzender Verhältnisse. Arch. f. Ophthalm. 29. II. 1883. S. 45. — 121. Hornickel, Vergleichende Untersuchungen über den histologischen Bau der Tränendrüse unserer Haussäugetiere. Inaug.-Diss. Giefsen 1905. — 122. Hosch, Das Epithel der vorderen Linsenkapsel. Arch. f. Ophthalm. 52. 1901. S. 485. — 123. Hoyer, Über den Austritt von Nervenfasern in das Epithel der Hornhaut. Reichert und Du Bois-Reymonds Arch. 1866. — 124. Hüttenbrenner, Wiener Sitzungsberichte 57. Abtlg. 1. 1868.

125. Jacobsohn, Über Epithelwucherung und Follikelbildung in der Conjunctiva, mit besonderer Berücksichtigung der Conjunctivitis granulosa. Arch. f Ophthalm. 25. II. 1879. S. 131. — 126. Johnson, Contributions of the comparative anatomy of the mammalian eye, chiefly based on ophthalmoscopic examination. Philos. Transact. of the roy. soc. of Lond. Series B. Vol. 194. 1901. S. 1. — 127. Ishikuro, Über die Becherzellen der Conjunctiva. Inaug.-Diss. Jena 1903. — 128. Juler, A contribution to the anatomy and physiology of the iris. Transact. of the VIII. internat. ophthalm. Congr. Edinburg 1894. S. 67. — 129. Justow, Zur Frage über die Farbe des Tapetum lucidum des Hundeauges. Inaug.-Diss. Warschau 1902. — 130. Justow, Das Tapetum fibrosum der Wiederkäuer. I. Kongress der russischen Tierärzte. II. 1904. Referat in Revue gén. de méd. vét. IV. 1904. S. 80. — 131. Iwanoff, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Auges. Arch. für Ophthalm. 15. II. 1869. S. 1 u. 88. — 132. Iwanoff, Der Glaskörper. Im Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere von Stricker. II. Bd. 1872. S. 1071. — 133. Iwanoff u. Arnold, Mikroskopische Anatomie des Uvealtractus und der Linse. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. I. Aufl. I. Bd. 1. Tl. 1874. S. 265. — 134. Iwanoff u. Rollett, Bemerkungen zur Anatomie der Irisanheftung und des Annulus ciliaris. Arch. f. Ophthalmologie 15. I. 1869. S. 17.

135. Kallius, Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. Anatomische Hefte 3. 1894. S. 529. — 136. Kessler, Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877. — 137. Key u. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm. I. Hälfte. 1875. — 138. Kiribuchi, Über das elastische Gewebe im menschlichen Auge, nebst Bemerkungen über den Dilatator pupillae. Arch. f. Augenheilkunde 53. 1898. S. 177. — 139. Kitt, Zur Anatomie und Physiologie der Tränenwege des Pferdes und des Rindes. Zeitschr. für vergl. Augenheilkunde 2. 1883. S. 31. — 140. Kleinschmidt, Über die Drüsen der Conjunctiva. Arch. für Ophthalm. 9. III. 1863. S. 145. — 141. Klodt, Zur vergleichenden Anatomie der Lidmuskulatur. Arch. für mikroskop. Anat. 41. 1893. S. 1. — 142. Koch, Epithelstudien am dritten Augenlide einiger Säugetiere. Arch. für mikroskop. Anat. 63. 1903. S. 417. — 143. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 4. Aufl. 1863. — 144. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. 1867. — 145. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. I. 6. Aufl. 1889. — 146. Königstein, Über die Endigung der Tunica Descemetii. Arch. für Ophthalm. 25. III. 1879. S. 289. — 147. Königstein, Über den Canalis Schlemmii. Arch. f. Ophthalm. 26. II. 1880. S. 139. — 148. Koganei, Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbeltiere. Arch. f. mikroskop. Anat. 25. 1885. S. 1. — 149. Koschel, Über Form-, Lage- und Gröfsenverhältnisse der Orbita, des Bulbus und der Kristallinse unserer Haustiere. Zeitschr. f. vergleichende Augenheilkunde 2. 1883. S. 53. — 150. Krause, C., Handbuch der menschlichen Anatomie. 2. Aufl. 1842. — 151. Krause, W., Über die Drüsen der Conjunctiva. Zeitschr. für ration. Medizin. Neue Folge. 4. 1854. S. 337. — 152. Krause, W., Anatomische Untersuchungen. Hannover 1861. — 153. Krause, W., Die Retina. V. Die Retina der Vögel. Internat. Monatsschr. für Anat. u. Physiol. 11. 1894. S. 1 u. S. 69. — 154. Krause, W., Die Retina. VI. Die Retina der Säuger. Internat. Monatssch. f. Anat. u. Physiol. 12. 1895. S. 46 u. S. 105. — 155. Kuhnt, Zur Kenntnis des Sehnerven und der Netzhaut. I. Die Struktur des Sehnerven. Arch. f. Ophthalm. 25. III. 1879. S. 179. — 156. Kuhnt, Über einige Altersveränderungen im menschlichen Auge. Ber. über die 15. Vers. der ophthalm. Gesellsch. zu Heidelberg. 1881. S. 38.

157. Landolt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Retina von Frosch, Salamander und Triton. Arch. f. mikroskop. Anat. 7. 1871. S. 81. — 158. Lange, Untersuchungen über Vorkommen und Beschaffenheit der Traubenkörner bei einigen Haussäugetieren. Arch. für wissensch. u. prakt. Tierheilkunde 27. 1901. S. 217. — 159. Langenbacher, Vergleichend anatomische Untersuchungen über die Blutgefäfse

in der Netzhaut des Auges. Österr. Vierteljahresschrift f. wissensch. Veterinärkunde 53. 1880. S. 121. — 160. Langer, Über die Blutgefäfse im Augenlide. Medizin. Jahrbücher. 1878. S. 329. — 161. Leber, Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. I. Aufl. II. Bd. VIII. Kap. 1876. S. 302. — 162. Leber, Der Circulus venosus Schlemmii steht nicht in offener Verbindung mit der vorderen Augenkammer. Arch. für Ophthalm. 41. I. 1895. S. 235. — 163. Leber, Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. II. Aufl. II. Bd. II. Abtlg. XI. Kap. 1903. — 164. Leuckart, Organologie des Auges. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. I. Aufl. II. Bd. 2. Tl. 1876. S. 145. — 165. Lieberkühn, Über das Auge des Wirbeltierembryo. Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg 10. 5. Abtlg. 1872. — 166. Löwenthal, Beitrag zur Kenntnis der Harderschen Drüse bei den Säugetieren. Anat. Anzeiger 7. 1892. S. 546. — 167. Löwenthal, Drüsenstudien. Internat. Monatsschr. für Anat. u. Physiol. 13. 1896. S. 1. — 168. Lutz, Beitrag zur Kenntnis der Drüsen des dritten Augenlides. Deutsche Zeitschr. für Tiermedizin. Neue Folge. 3. 1899. S. 129.

169. Macdonald, On the anatomy of the border of the posterior elastic lamina of the cornea. Quart. journal of microscop. science. 1875. — 170. Mac Leod, Sur la structure de la glande de Harder du canard domestique. Archives de biologie. T. 1. 1880. S. 45. — 171. Manz, Über neue eigentümliche Drüsen am Cornealrande und über den Bau des Limbus conjunctivae. Zeitschr. f. ration. Medizin 3. Reihe. Bd. V. 1859. S. 122. — 172. Marenghi, Contributo alla fina organizzazione della retina. Verhandlg. der anat. Gesellsch. 14. Vers. Pavia 1900. S. 12 und Accad. dei Lincei 1901. S. 1. — 173. Martin, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere I. u. II. 1902 u. 1904. — 174. Maziarski, Über den Bau und die Einteilung der Drüsen. Anat. Hefte. Heft 58. 1901. S. 173. — 175. Melkich, Zur Kenntnis des Ciliarkörpers und der Iris bei Vögeln. Anat. Anzeiger 10. 1894. S. 28. — 176. Merkel, Zur Anatomie der Iris. Zeitschr. f. ration. Mediz. 30. 1868. S. 136. — 177. Merkel, Über die Macula lutea des Menschen und die Ora serrata einiger Wirbeltiere. Leipzig 1870. — 178. Merkel, Die Zonula ciliaris. Leipzig 1870. — 179. Merkel, Die Muskulatur der menschlichen Iris. Rostock. Stiller. 1873. — 180. Metzner, Kurze Notiz über Beobachtungen an dem Ciliarkörper und dem Strahlenbändchen des Tierauges. Verhandlg. der Naturforscher-Gesellsch. Basel. XVI. — 181. Meyer, A., Nervenendigungen in der Iris. Arch. f. mikrosk. Anat. 17. 1879. — 182. Michel, Beiträge zur näheren Kenntnis der hinteren Lymphbahnen des Auges. Arch. f. Ophthalm. 18. I. 1882. S. 127. — 183. Michel, Über die Ausstrahlungsweise der Opticusfasern in der menschlichen Retina. Beiträge zur Anat. u. Physiol. C. Ludwig gewidmet. 1875. — 184. Michel, Über Iris und Iritis. Arch. für Ophthalm. 27. II. 1881. S. 171. — 185. Michel, Anatomischer Befund bei ophthalmoskopisch sichtbaren markhaltigen Nervenfasern der Netzhaut. Zeitschrift für Augenheilkunde 13. 1905. S. 305. — 186. Miefsner, Bemerkungen zum Aufsatze von Manz (171). Zeitschr. f. ration. Medizin. 3. Reihe. Bd. V. 1859. S. 122. — 187. Miefsner, Die Drüsen des dritten Augenlides vom Schwein. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin 18. 1892. S. 389. — 188. Miefsner, Die Drüsen des dritten Augenlides einiger Säugetiere. Arch. für wissensch. u. prakt. Tierheilkunde 26. 1900. S. 122. — 189. Mihalkovics, Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Arch. f. mikrosk. Anat. 9. 1873. S. 591. — 190. Mildenberger, Sind im Sehnerven des Pferdes Zentralgefäfse vorhanden? Inaug.-Diss. Tübingen 1905. — 191. Mises, Über die Nerven der menschlichen Augenlider. Sitzungsbericht der Wiener Akad. 85. III. 1882. — 192. Miyake, Ein Beitrag zur Anatomie des Musculus dilatator pupillae bei den Säugetieren. Inaug.-Diss. Verhandl. der physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Neue Folge. 34. S. 193. — 193. Moll, Bemerkungen über den Bau der Augenlider des Menschen. Arch. für Ophthalm. 3. II. 1857. S. 258. — 194. Müller, H., Untersuchungen über die Glashäute, insbesondere die Glaslamelle der Chorioidea und ihre senilen Veränderungen. Arch. f. Ophthalm. 2. II. 1856. S. 1. — 195. Müller, H., Über die Arteria hyaloidea als ophthalmoskopisches Objekt. Arch. f. Ophthalm. 2. II. 1856. S. 65. — 196. Müller, H., Über einen ringförmigen Muskel am Ciliarkörper des Menschen und über den Mechanismus der Accommodation. Arch. f. Ophthalm. 3. I. 1857. S. 1. — 197. Müller, H., Über den Accommodationsapparat der Vögel. Arch. f. Ophthalm. 3. I. 1857. S. 25. — 198. Müller, H., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina des Menschen und der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 8. 1857. S. 1. — 199. Müller, H., Über glatte Muskeln in den Augenlidern des Menschen und der Säugetiere. Verhandlung der physik.-med. Gesellsch. in Würzburg 9. 1858. S. 244. — 200. Müller, H., Über glatte Muskeln und Nervengeflechte der Chorioidea im menschlichen Auge. Verhandlung der physik.-med. Gesellsch. in Würzburg 10. 1859. — 201. Müller, H., Über das ausgedehnte Vorkommen einer dem gelben Fleck der Retina entsprechenden Stelle bei Tieren. Würzburg. naturwiss. Zeitschr. 2. 1861. — 202. Müller, H., Ge-

sammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. I. Leipzig 1872. — 203. Münch, Über die muskulöse Natur des Stromazellnetzes der Uvea. Zeitschr. f. Augenheilkunde 12. 1904. S. 525. — 204. Münch, Zur Anatomie des Dilatator pupillae. Zeitschr. f. Augenheilkunde 13. 1905. S. 1.

205. Nakagawa, Über echte Papillen in der normalen Conjunctiva. Arch. f. Augenheilkunde 47. 1903. S. 51. — 206. Nebel, De glandula lachrymali Harderiana non tantum in arvis sed etiam in aliis diversi generis animalibus reperta in Miscellanea Curiosa Decem III. Lipsiae 1696. — 207. Noll, Morphologische Veränderungen der Tränendrüse bei der Sekretion. Arch. f. mikrosk. Anat. 58. 1901. S. 487.

208. Pause, Über die Nerven der Iris. Arch. f. Ophthalm. 23. III. 1877. S. 1. — 209. Peters, Beitrag zur Kenntnis der Harderschen Drüse. Arch. f. mikrosk. Anat. 36. 1890. S. 192. — 210. Pfitzner, Das Epithel der Conjunctiva. Zeitschr. f. Biolog. 34. 1896. S. 397. — 211. v. Pflugk, Über die Accommodation des Auges der Taube. Habilitationsschrift. Dresden. Wiesbaden 1906. — 212. Preufse, Über das Tapetum der Haussäugetiere. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde 8. 1882. S. 264. — 213. Pröbsting, Ein Beitrag zur feineren Anatomie des Lides und der Conjunctiva des Menschen und Affen. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde 4. 1885. S. 147. — 214. Prokopenko, Über die Verteilung der elastischen Fasern im menschlichen Auge. Arch. f. Ophthalm. 55. 1903. S 94.

215. Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. I. Teil. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 63. 1898. S. 496. — 216. Rabl, C.. Über den Bau und die Entwicklung der Linse. II. Teil. Die Linse der Reptilien und Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 65. 1898. S. 257. — 217. Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. III. Teil. Die Linse der Säugetiere. Rückblick und Schlufs. Zeitschr. f. wiss. Zool. 67. 1899. S. 1. — 218. Rählmann, Zur Histologie der Linse. Arch. f. Ophthalm. 23. I. 1877. S. 165. — 219. Rählmann, Pathologisch-anatomische Untersuchung über die folliculäre Entzündung der Bindehaut des Auges oder das Trachom. Arch. f. Ophthalm. 29. II. 1883. S. 73. — 220. Recklinghausen, Die Lymphgefäfse und ihre Beziehung zum Bindegewebe. Berlin 1862. — 221. Recklinghausen, Über Eiter und Bindegewebskörperchen. Virchows Arch. 28. 1863. S. S. 157. — 222. Reich, Zur Histologie der Conjunctiva des Menschen. Arch. f. Ophthalm. 21. I. 1875. S. 1. — 223. Retzius, Zur Kenntnis vom Bau der Iris. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. 5. 1893. S. 42. — 224. Retzius, Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii im Auge des Menschen und einiger Tiere. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. 6. 1894. S. 67—87. — 225. Retzius, Die Membrana limitans interna der Netzhaut des Auges. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. 11. 1904. S. 82. — 226. Rieke, Über Formen und Entwicklung der Pigmentzellen der Chorioidea. Arch. f. Ophthalm. 37. I. 1891. S. 62. — 227. Ritter, Über den Ringwulst der Vogellinse. Arch. f. Augenheilkunde. 40. 1900. S. 370. — 228. Rollett, Über die Hornhaut. Im Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. 2. Bd. 1872. S. 1091. — 229. Rückert, Ein Beitrag zur Lehre von den angeborenen Hornhauttrübungen. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde. 3. 1885. S. 102. — 230. Rumszewicz, Die intraocularen Muskeln bei Vögeln. Denkschrift der Akademie der Wissensch. in Krakau. Math.-naturw. Sektion. Bd. 13. 1887 (Polnisch). Referat in Hermann und Schwalbe, Jahresber. über die Physiol. u. Anat.

231. Sagaguchi, Über die Beziehungen der elastischen Elemente der Chorioidea zum Sehnerveneintritt. Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde 40. II. 1902. S. 126. — 232. Sala, Beitrag zum Studium der feineren Struktur der Netzhaut. Anat. Anzeiger. 1904. Nr. 9 u. 10. — 233. Salzmann, Die Zonula ciliaris und ihr Verhältnis zur Umgebung. Eine anat. Studie. Wien 1900; auch im Zentralblatt für Physiologie. 1900. S. 797. — 234. Sardemann, Beiträge zur Anatomie der Tränendrüse. Inaug.-Diss. Freiburg. Preisschrift. 1887. — 235. Sattler, Über den feineren Bau der Chorioidea des Menschen nebst Beiträgen zur pathologischen und vergleichenden Anatomie der Aderhaut. Arch. f. Ophthalm. 22. II. 1876. S. 1. — 236. Sattler, Beitrag zur Kenntnis der normalen Bindehaut des Menschen. Arch. f. Ophthalm. 23. IV. 1877. S. 1. — 237. Sattler, Über die elastischen Fasern der Sclera. Bericht über die 25. Vers. der ophthalm. Gesellsch. Heidelberg. 1896. S. 127. — 238. Sattler, Über die elastischen Fasern in der Lamina cribrosa und im Sehnerven. Ber. über die 26. Vers. der ophth. Gesellsch. Heidelberg, 1897 u. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abtlg. 1897. Suppl.-Bd. S. 335. — 239. Schaper, Zur Histologie der menschlichen Retina, speziell der Macula lutea und der Henleschen Faserschicht. Arch. f. mikroskop. Anat. 41. 1893. S. 147. — 240. Schirmer, Mikroskopische Anatomie und Physiologie der Tränenorgane. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. 2. Aufl. 1. Tl. 7. Kap. 1904. — 241. Schlampp, Der Gesichtsapparat. In Ellenbergers vergleich. Histologie der Haussäugetiere. Berlin 1887. S. 576. — 242. Schmid, Lymphfollikel der Bindehaut des Auges. Wien 1871. — 243. Schoen, Zonula und Grenzhaut des Glaskörpers. Arch. f. Ophthalm. 32. II. 1886 S. 149. — 244. Schoen, Die Funktionskrankheiten der Ora serrata und des Ciliarteiles der Netzhaut. Arch. f. Augenheilkunde.

30. 1895. S. 128. — 245. Schultheifs, Ein Beitrag zur Lehre von den angeborenen Veränderungen des Corneoscleralbordes und des vorderen Teiles des Uvealtractus. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde. 3. 1885. S. 84. — 246. Schultze, M., Über Stäbchen und Zapfen der Retina. Arch. f. mikrosk. Anat. 3. 1867. S. 231. — 247. Schultze, M., Über das Tapetum in der Chorioidea des Auges der Raubtiere. Sitzungsberichte der niederrhein. Ges. in Bonn. Nachtrag zur Sitzung vom 27. November 1871. Bd. 29. 1872. S. 210. — 248. Schultze, M.. Die Retina. In Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. 2. Bd. 1872. S. 977. — 249. Schultze, O., Zur Entwicklungsgeschichte des Gefäfssystems im Säugetierauge. Festschr. f. Kölliker. 1892. S. 1. — 250. Schultze, O., Mikroskopische Anatomie der Linse und des Strahlenbändchens. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. 2. Aufl. I. Bd. 4. Kap. 1900. S. 1. — 251. Schwalbe, Untersuchungen über die Lymphbahnen des Auges und ihre Begrenzungen. Arch. f. mikrosk. Anat. 6. 1870. S. 1 u. S. 261. — 252. Schwalbe, Mikroskopische Anatomie der Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. I. Bd. 1. Tl. 4. Kap. 1874. S. 321. — 253. Schwalbe. Lehrbuch der Anatomie des Auges. 1887. — 254. Smirnow, Über die Zellen der Descemetschen Haut bei Vögeln. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 7. 1890. S. 312. — 255. Smirnow, Zum Bau der Chorioides propria des erwachsenen Menschen (Stratum elasticum supracapillare). Arch. f. Ophthalm. 47. III. 1899. S. 451. — 256. Smirnow, Die weifse Augenhaut (Sclera) als Stelle der sensiblen Nervenendigungen. Anat. Anzeiger. 18. 1900. S. 76. — 257. Spee, Über den Bau der Zonulafasern und ihre Anordnung im menschlichen Auge. Verhandl. der anat. Gesellsch. zu Halle. 1902. S. 236. — 258. Staiger, Über die Zentralgefäfse im Sehnerven unserer einheimischen Ungulaten. Inaug.-Diss. Tübingen 1905. — 259. Stieda, Über den Bau der Augenlidbindehaut des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. 3. 1867. S. 357. — 260. Stieda, Über die Caruncula lacrymalis des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. 36. 1890. S. 291. — 261. Stock, Ein Beitrag zur Frage des Dilatator iridis. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. 40. I. 1902. S. 57. — 262. Stockmayer, Über die Zentralgefäfse im Sehnerven einiger einheimischen Carnivoren. Inaug.-Diss. Tübingen 1905. — 263. Stöhr, Beiträge zur mikroskop. Anat. Verhandl. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 20. 1887. — 264 Strahl, Zur Entwicklung des menschlichen Auges. Anat. Anzeiger. 14. 1898. S 298. — 265. Straub, Notiz über das Ligamentum pectinatum und die Endigung der Membrana Descemeti. Arch. f. Ophthalm. 33. III. 1887. S. 75. — 266. Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. 1872. — 267. Stromeyer, Beitrag zur Lehre der granulösen Augenkrankheit. Deutsche Klinik. 1859. S. 247. — 268. Stutzer, Über elastisches Gewebe im menschlichen Auge. Arch. f. Ophthalm. 45. II. 1898. S. 322. — 269. Szakáll, Beiträge zur Anatomie der Tränenkarunkel bei unseren Haustieren. Arch. f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde. 26. 1900. S. 456. — 270. Szili, Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter pupillae des Menschen. Arch. f. Ophthalm. 53. III. 1902. S. 459.

271. Tartuferi, Über das elastische Hornhautgewebe und über eine besondere Metallimprägnationsmethode. Arch. f. Ophthalm. 56. III. 1903. S. 419. — 272. Terrien, Recherches sur la structure de la rétine ciliaire et l'origine des fibres de la zonule de Zinn. Thèse de Paris. 1898. — 273. Thanhoffer, Beiträge zur Physiologie und Histologie der Hornhaut des Auges. Virchows Archiv. 63. 1875. S. 136. — 274. Topolanski, Über den Bau der Zonula und Umgebung nebst Bemerkungen über das albinotische Auge. Arch. f. Ophthalm. 37. I. 1891. S. 28. — 275. Tornatola, Sulla membrana limitante interna della retina nei vertebrati. Anat. Anzeiger. 24. 1904. Nr. 19 u. 20. — 276. van Trigt, Der Augenspiegel. Nach dem Holländischen des Dr. van Trigt bearbeitet von Schauenburg. 2. Aufl. 1859.

277. Ulrich, Zur Anatomie u. Physiologie des Canalis Petiti und des anstofsenden Gewebes. Arch. f. Ophthalm. 26. II. 1880. S. 29.

278. Virchow, H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Berlin 1882. — 279. Virchow, H., Über den Bau der Zonula und des Petitschen Kanales. Verhandlg. der physiolog. Gesellsch. zu Berlin. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abtlg. 1885. S. 164. — 280. Virchow, H., Die physikalische Natur des Glaskörpergewebes. Bericht der ophthalm Gesellsch. zu Heidelberg. 1885. S. 226. — 281. Virchow, H., Über Glaskörperzellen. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abtlg. 1888. S. 563. — 282. Virchow, H., Über die verschiedenen Formen des Ligamentum pectinatum iridis. Arch. f. Anat u. Physiol., physiol. Abtlg. 1885. S. 571. — 283. Virchow, H., Über die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugetieren. Morphol. Jahrbuch. 11. 1886. S. 437. — 284. Virchow, H., Über Augengefäfse der Carnivoren nach Untersuchungen des Herrn Bellarminow. Verhandl. der physiol Gesellsch. zu Berlin. Im Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol Abtlg. 1888. S. 552. — 285. Virchow, H., Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäfse im Glaskörperraum von Wirbeltieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsgesch. 10.

1900. S. 720. — 286. Virchow, H., Über den Lidapparat des Menschen. Verhandlg. der physiol. Gesellsch. zu Berlin. 1903|04. Nr. 1—4. Dez. 1903. — 287. Virchow, H., Über Zellen an der Oberfläche des Glaskörpers bei einem Alpaccaschaf und zwei Hühnern. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 21. 1904. S. 299. — 288. Vossius, Beiträge zur Anatomie des Nervus opticus. Arch. f. Ophthalm. 29. IV. 1883. S. 119.

289. Waldeyer, Mikroskopische Anatomie der Cornea, Sclera, Lider und Conjunctiva. Im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. I. Aufl. Bd. I. Kap II. 1874. S. 169. — 290. Walzberg, Über den Bau der Tränenwege der Haussäugetiere und des Menschen. Preisschrift. Rostock 1876. — 291. Wendt, Über die Hardersche Drüse der Säugetiere. Inaug.-Diss. Strafsburg 1877. — 292. Westrum, Beobachtungen von sog. Stauungspapillen beim Hunde. Zeitschr. für vergl. Augenheilkunde. 1. 1882. S. 37. — 293. Widmark, Om musculus dilatator pupillae. Hygiea. Stockholm. Bd. 62. 1900. S. 467. — 294. Widmark, Über den Musculus dilatator pupillae des Menschen. Mitteilungen aus der Augenklinik des Carol. med.-chir. Inst. zu Stockholm. 3. 1901. S. 23. — 295. Wittich, Über den Bau des Säugetier- und Vogelauges. Arch. f. Ophthalm. 2. I. 1855. S. 124. — 296. Wolfring, Beitrag zur Histologie der Lamina cribrosa sclerae. Arch. f. Ophthalm. 18. II. 1872. S. 10. — 297. Wolfrum, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cornea der Säuger. Anat. Hefte. Abtlg. 1. Heft 68. 1903. S. 59. — 298. Würdinger, Vergleichende Anatomie des Ciliarmuskels. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde. 4. 1886. S. 121.

299. Zietzschmann, Vergleichend-histologische Untersuchungen über den Bau der Augenlider der Haussäugetiere. Arch. f. Ophthalm. 58. I. 1904. S. 61. — 300. Zietzschmann, Zur Frage des Vorkommens eines Tarsus im Lide der Haussäugetiere. Arch. f. Ophthalm. 59. I. 1904. S. 166. — 301. Zietzschmann, Über die acidophilen Leucocyten (Körnerzellen) des Pferdes. Habilitationsschrift 1904. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 22. 1905. S. 1. — 302. Zietzschmann, Die Traubenkörner unserer Haussäugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. 65. 1905. S. 611. — 303. Zimmermann. Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikrosk. Anat. 52. 1898. S. 552. — 304. Zürn, Vergleichend-histologische Untersuchungen über die Retina und die Area centralis retinae der Haussäugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abtlg. 1902. Suppl.-Bd. S. 1.

XII.

Die tierische Zelle*).

Von

Dr. G. Günther,

Professor in Wien.

Historisches. Die tierische Zelle wurde relativ spät entdeckt, während die entsprechenden Gebilde des Pflanzenreiches schon seit dem 17. Jahrhundert bekannt waren. Der englische Physiker Robert Hooke (1) fand nämlich schon 1665 an Schnitten von Holzproben, die er mikroskopisch untersuchte, Hohlräume auf, denen er wegen ihrer Ähnlichkeit mit den Zellen einer Bienenwabe den Namen Zellen gab. Später fanden andere, namentlich Nehemia Grew (2), M. Malpighi (3) und Leeuwenhoek (4) ganz ähnliches in vielen anderen Pflanzenteilen, und Brisseau-Mirbel brachte hiefür den Namen Zelle zur allgemeinen Geltung (um 1800). Im Jahre 1831 fand Rob. Brown (5) bei der Untersuchung der Epidermis von Asklepiadeen und Orchideen den pflanzlichen Zellkern. Sieben Jahre später stellte J. M. Schleiden (6) eine eigene Theorie über die Entstehung der Pflanzenzellen auf und wies nach, dafs ganz allgemein die Pflanzen sich aus diesen Elementen aufbauen. Die Geschichte der tierischen Zelle wird gewöhnlich von 1839, dem Erscheinungsjahre von Theodor Schwanns (7) epochalen Werke an gerechnet, wiewohl schon vor Schwann ein französischer Physiologe, Dutrochet (8), die Existenz der tierischen Zelle behauptet hatte, und von anderen Forschern wie Valentin (9), J. Müller (10), Turpin (11) u. a. auf die Ähnlichkeit gewisser Strukturdetails im Tierkörper, wie an der Chorda dorsalis, am Epithel und am Knorpel mit Pflanzenzellen hingewiesen worden war. Schwann, den zu seinen Untersuchungen vor allem die Forschungsergebnisse Schleidens (12) angeregt hatten, gebührt indes das Verdienst, dafs er der erste gewesen ist, der mit Nachdruck auf die Identität zwischen Tier- und Pflanzenzelle hingewiesen und damit der histologischen Forschung neue Bahnen eröffnet hat. Sein Satz: „der gleiche Elementar-Organismus ist es, der Tiere und Pflanzen zusammensetzt; beide sind selbständig in ihrem Wachstum, und nur die Gefäfse des Tierleibes sind es, welche Unterschiede in der Verteilung der ernährenden Flüssigkeiten veranlassen,“ erhielt durch den anerkennenden Ausspruch Joh. Müllers nicht nur eine allgemeine Verbreitung und Annahme, sondern auch weitere Be-

*) Unter Mitbenutzung der Abhandlung von Eichbaum in dem Handbuche der vergl. Histologie der Haussäugetiere herausg. von Ellenberger.



stätigung durch die zahlreichen Forschungen, die von jenem Zeitpunkte ab auf diesen Gegenstand gerichtet waren. Insbesondere haben die zahlreichen Untersuchungen der letzten Dezennien auf zoologischem wie botanischem Gebiete in den weiteren Ausbau der von Schwann (13) und Schleiden (14) begründeten Zellenlehre herbeigeführt.

Bei dem prinzipiellen Ausspruche Schwanns (15), daſs Tier- und Pflanzenzelle ganz analoge Gebilde seien, lag es nahe, daſs man nach der Entdeckung der tierischen Zelle alle die Kenntnisse, die man vom Bau der Pflanzenzelle besaſs, auf jene übertrug, besonders da Joh. Müller und Schwann einen ähnlichen Bau wie bei den Pflanzenzellen bei den Zellen der Chorda dorsalis, sowie den roten Blutkörperchen des Frosches gefunden hatten. Nach Schleidens (16) Anschauung setzt sich die Zelle aus vier Bestandteilen zusammen; es ist dies zunächst eine Auſsenmembran — Zellhülle, Zellmembran —, welche einen flüssigen Inhalt — Zellsubstanz — umgibt. Man stellte sich vor, daſs in dieser Flüssigkeit ein Bläschen schwimme — der Zellkern —, welches ein oder mehrere stark lichtbrechende Körner — die Kernkörperchen — enthält. Dieses Schema wurde damals auf die tierische Zelle übertragen, die hiernach aus einer Membran, einem von derselben umschlossenen flüssigen Inhalte mit Kern und Kernkörperchen bestehen sollte. Widersprüche gegen diese Auffassung kamen indes bald zur Geltung; vor allem erkannte man bald, daſs der Zellinhalt nicht vollständig flüssig, sondern von festweicher, gallertiger Beschaffenheit sei. Für diese Substanz gebrauchte zuerst Purkyně (17) bei tierischen Embryonalzellen den Namen Protoplasma, eine Bezeichnung, die von Hugo v. Mohl (18) 1846 auch für den weichen Inhalt der Pflanzenzellen akzeptiert, in der Folge ganz allgemein für die Zellsubstanz Aufnahme fand. Auch andere Einwände gegen die Schwannsche Zelltheorie wurden laut, veranlaſst durch die weiteren mikroskopischen Forschungen, besonders aber durch die Untersuchung niederer Tierformen; diese richteten sich teils gegen die Existenz einer Zellmembran, teils gegen das Vorhandensein eines Kernes. Zum Nachweise einer Zellmembran ist eine doppelte Kontur der Zellgrenze notwendig, und da diese bei den meisten tierischen Zellen nicht wahrnehmbar ist, so formulierte bereits Leydig (19) den Begriff einer Zelle dahin, daſs die letztere ein Klümpchen Protoplasma darstellen sollte, welches einen Kern einschlieſst, und daſs die bis dahin angenommene Zellmembran weiter nichts wäre, wie die erhärtete und verdichtete Grenzschicht des Zellprotoplasmas selbst. Besonders aber war es Max Schultze (20), der sich gegen das Vorhandensein einer besonders differenzierten Zellmembran aussprach. Schultze wies nach, daſs die Embryonalzellen aus einer zähflüssigen mit Körnchen durchsetzten Masse bestehen, in deren Innern ein „nahezu homogener, kugeliger Kern mit einem stark lichtbrechenden Körperchen“ gelegen wäre und daſs derselben eine Hülle vollständig fehle. Da überhaupt recht wichtige, ja die wichtigsten aller Zellen membranlos sind, so glaubte M. Schultze (21) sogar die Behauptung aufstellen zu können, daſs die Bildung einer chemisch-differenten Membran auf der Oberfläche des Protoplasma ein Zeichen beginnenden Rückschrittes, einer herannahenden Dekrepidität wäre. Schultze (22) erweiterte ferner die Zellehre dahin, daſs er die Übereinstimmung des Zelleibes mit einer von Dujardin (23)

an niederen Tieren entdeckten bewegungsfähigen kontraktilen Substanz, der Sarkode, nachwies. Der Zelleib sollte aus einer glasartig durchsichtigen Grundsubstanz mit in letzterer eingebetteten Körnchen bestehen und einen durch seine eigene Konsistenz zusammengehaltenen, kugligen Klumpen darstellen, welcher imstande sei, amöbenartige Bewegungen auszuführen. Die Zelle sollte, gerade so wie die Sarkode, einen vollständigen lebenden Organismus, einen „Elementarorganismus" (Brücke [24]) darstellen, der sich durch bestimmte physiologische Eigenschaften auszeichnet. Beide Bestandteile der Zelle, Protoplasma und Kern sind gleich wichtig, ein Schwinden des einen oder des anderen zerstört den Begriff der Zelle.

Während M. Schultze so dem Kerne noch eine fundamentale Bedeutung beilegt, geht Brücke ([25]) noch weiter und erklärt auch den Kern für einen nicht notwendigen Bestandteil der Zelle. Brücke wurde hiezu veranlafst durch zahlreiche Beispiele von Zellen, in denen der Kern fehlt.

Über die feinere Struktur des Zellprotoplasmas wufste man nur wenig. Nach M. Schultze ([26]) sollte das Protoplasma eine dickflüssigem Schleime vergleichbare und in ihrer Konsistenz mehr weichem Wachse gleichende Substanz sein, aus einer glasartig durchsichtigen Grundmasse mit zahlreichen eingebetteten Körnchen bestehend; der Kern sollte nahezu homogen sein. Allein schon Brücke ([27]) glaubte den Zellen, „abgesehen von der Molekularstruktur ihrer Stoffe noch eine andere und in anderer Weise komplizierte Struktur, eine „Organisation" zuschreiben zu müssen, „da man kein Recht habe, jene kleinen Organismen für minder kunstvoll gebaut zu halten, als einen anderen von gröfseren Dimensionen".

Schon früher waren durch das Flimmer- und Darmepithel Zellformen bekannt, die offenbar eine komplizierte innere Einrichtung besafsen. Auch den sog. Speichelkörperchen schrieb Brücke ([28]) ein System von Räumen zu, in denen sich eine Intrazellularflüssigkeit befinden sollte. Nach demselben Autor bestehen die roten Blutzellen aus 2 Substanzen: einem porösen Gebilde von an sich bewegungsloser, farbloser und sehr weicher Substanz, dem Oikoid, und einer anderen, den Farbstoff enthaltenden, welche in den Zwischenräumen des Oikoids liegt, dem Zooid. An den flaschenförmigen Drüsen der Nickhaut des Frosches konnte ferner Stricker ([29]) beobachten, dafs die Drüsenzellen ein sehr verschiedenes Volumen besitzen, bald ein so grofses, dafs sie das Lumen der Drüse fast vollständig ausfüllen, bald ein so kleines, dafs sie nur als dünner Belag die Drüsenwand bekleiden. Dieser Wechsel in der Gröfse wurde dadurch erklärt, dafs gröfsere Mengen von Intrazellularflüssigkeit durch Kontraktion der Zelle herausgeprefst würden und somit in der Zelle zwei funktionell verschiedene Substanzen vorhanden wären. Pflüger ([30]) und R. Heidenhain ([31]) beschrieben ferner Streifungen an den Fufsteilen der Epithelzellen der Speicheldrüsen und gewundenen Harnkanälchen. Ebenso konnte Frommann ([32]) in Nervenzellen und den Stützsubstanzzellen der nervösen Zentralorgane, sowie in Bindegewebszellen Fasern nachweisen, welche vom Kerne ausstrahlend den Zellkörper durchziehen und zum Teil mit Körnchen im Protoplasma in Verbindung stehen.

Alle diese Tatsachen drängten allmählich die Überzeugung auf, dafs das Protoplasma keine homogene, strukturlose Masse sei, sondern dafs dasselbe vielmehr noch eine feinere Organisation besäfse, die mit den

damaligen ungenügenden optischen Hilfsmitteln nicht erkannt werden konnte. Der Erste, der eine derartige innere Struktur der Zellsubstanz in allgemeiner Form behauptete, war Heitzmann ([33]). Heitzmann hatte seine Untersuchungen an Amoeben und den farblosen Blutkörperchen vom Flufskrebs, Triton und Mensch vorgenommen; der Leib dieser Zellen sollte nach ihm aus einem Gerüstwerk von Protoplasmasträngen bestehen, welches dadurch gebildet wird, dafs in einer gleichartigen Substanz Vakuolen entstehen, die teilweise miteinander konfluieren und das Netzwerk zwischen sich lassen. Die Körner im Protoplasma resp. der Kern sollten Knotenpunkte dieses Netzwerkes darstellen. Alle diese Bildungen (Netzwerk, Körner und Kern, Kernkörperchen) bilden die eigentliche lebendige, kontraktile Materie, die in einer nicht lebendigen Flüssigkeit eingelagert ist. Die Arbeiten Heitzmanns gaben den Anstofs zu einer Reihe anderer, worunter namentlich die W. Flemmings ([34]) und seiner Schule zu nennen sind, Arbeiten, die sich sowohl mit der Erforschung der feineren Struktur des Zellprotoplasmas sowohl wie des Kernes, sowie seiner Lebenserscheinungen beschäftigten und schliefslich zur Entdeckung eines neuen und, wie es scheint, wesentlichen Bestandteiles der Zelle, des Zentralkörpers führten (van Beneden [35], Boveri [36]). Durch die Resultate aller dieser Untersuchungen wurde eine breite Grundlage für unsere heutigen Anschauungen über das Wesen der Zelle gewonnen; es wird deshalb noch entsprechenden Ortes im einzelnen darüber zu berichten sein.

Definition der Zelle. Nach der soeben kurz skizzierten historischen Entwicklung des Zellbegriffes können wir also sagen: die tierische Zelle (Elementarorganismus, Brücke [37]; Plastis, Haeckel [38]; Bioplast, Heitzmann [39]) ist ein räumlich abgegrenztes Klümpchen von lebender Substanz mit komplizierter Zusammensetzung — Protoplasma genannt —, welches zumeist keine besondere Hülle, wohl aber in seinem Innern einen scharf abgegrenzten, vom Protoplasma auch chemisch verschiedenen Körper, den Kern enthält und sich durch bestimmte physiologische Eigenschaften: Ernährung und Wachstum, aktive Bewegung und Fortpflanzung auszeichnet.

Der auch heute noch gebräuchliche Ausdruck Protoplasma bezeichnet weder eine Substanz von einheitlicher Zusammensetzung, noch wird er im einheitlichen Sinne angewendet, da bei den einen Protoplasma nur die Zellsubstanz ohne Membran und ohne Kern, bei den andern jedoch die ganze lebende Substanz der Zelle, also auch die des Kernes bedeutet, welche, wie schon erwähnt, von der des Zelleibes chemisch verschieden ist. Da überdies Kupffer ([40]) den Namen Protoplasma für einen besonderen Anteil der Zellsubstanz reserviert wissen will, ist es wohl besser, mit Flemming ([41]) von Zellsubstanz oder Zelleib einerseits, von Kernsubstanz anderseits zu sprechen oder die von Flemming ([42]) und von v. Bambeke ([43]) vorgeschlagenen Bezeichnungen Cytoplasma (= Zellsubstanz) und Karyoplasma (= Kernsubstanz) zu benützen. Die oben gegebene allgemeine Charakteristik der Zelle erleidet übrigens zweierlei Ausnahmen: einmal gibt es tierische Zellen, die tatsächlich eine Membran besitzen, z. B. manche Epithelzellen, Knorpelzellen usw.; anderseits gibt es Zellen, die kernlos sind, z. B. die roten Blutkörperchen.

Gröfse der Zellen; Struktur des Zelleibes. Während in extremen Fällen — als Dotter des Vogeleies — die Gröfse der tierischen Zelle auch mehrere Zentimeter betragen kann, besitzen sie beim Säuger einen Durchmesser, der etwa innerhalb der Grenze von 0,003—0,20 mm schwankt und sind daher meist nur mikroskopisch erkennbare Gebilde. Untersucht man tierische Zellen bei mittelstarker Vergröfserung, so findet man die Zellsubstanz selten homogen und durchsichtig, vielmehr in eine scheinbar homogene Grundsubstanz gröfsere und kleinere, stark lichtbrechende Körnchen eingelagert, welche meist im Zentrum der Zelle, um den Kern herum am dichtesten liegen, während die Peripherie mehr frei bleibt (Granula, Zellmikrosomen).

Je nach der Gröfse dieser Körnchen, von denen manche als Produkte des Stoffwechsels in der Zelle selbst entstehen, während andere von aufsen in die Zelle gelangt sind, spricht man von fein oder grob granulierten Zellen. In vielen Fällen läfst sich die wahre Natur der Zellmikrosomen nicht bestimmen, so bei verschiedenen gefärbten Körnchen, deren Farbe vom Gelben bis ins Schwarze wechseln kann (Pigmentkörnchen); häufig bestehen sie jedoch aus Eiweifskörpern oder aus Fetten und sind im letzteren Falle eigentlich Flüssigkeitströpfchen. Bisweilen findet man auch Einschlüsse in anderer Form: unregelmäfsige Brocken und Schollen, selbst Kristalle und selbständige Organismen, z. B. Bakterien.



Fig. 421. Knorpelzelle der Salamanderlarve mit deutlich fädiger Struktur des Cytoplasmas. (Nach Flemming.)

Von diesen Einschlüssen abgesehen, kann man durch Untersuchung mit den besten optischen Hilfsmitteln in vielen Fällen sehen, dafs die scheinbar homogene Grundsubstanz sich auflösen läfst in zwei Substanzen, die sich sowohl durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen als auch durch verschiedene Färbbarkeit voneinander unterscheiden. Die eine, stärker lichtbrechende, von Kupffer ([44]) Protoplasma, von Flemming ([45]) Filarmasse, Cytomitom genannt, besteht aus feinen, ziemlich stark lichtbrechenden Fäden (s. Fig. 421) von weniger als 0,001 mm Durchmesser, welche manchmal aus aneinander gereihten Körnchen zu bestehen scheinen, meist aber ein glattes Aussehen besitzen und bei manchen Zellen radiär, im allgemeinen jedoch unregelmäfsig angeordnet sind. Sie verlaufen wellig oder gestreckt und treten oft zu räumlichen Netzwerken (Gerüsten) zusammen, welche Maschenräume von ungleicher Gröfse einschliefsen. Dabei ist auch die Verteilung der Fäden keineswegs überall die gleiche; bei den einen Zellen findet sich die ganze Zellsubstanz gleichmäfsig von ihnen durchsetzt, andere hingegen zeigen eine Anhäufung der Fäden an der Peripherie oder um den Kern herum usw. Die Fäden beweglicher Zellen sind kontraktil, und man kann unter günstigen Verhältnissen „ein förmliches Wogen“ derselben beobachten.

Die scheinbar homogene Grundsubstanz, in welcher die Fäden eingebettet sind, ist das Paraplasma Kupffers ([46]), die Interfilarmasse, Paramitom Flemmings ([47]) oder das Hyaloplasma Strafsburgers ([48]), Cytolinin Waldeyer ([49]). Diese Substanz erscheint bei lebenden Zellen untersucht vollkommen hyalin und klar; nur bei Zellen, die mit gewissen

Reagentien (z. B. Osmiumsäure) behandelt sind, ist sie feingekörnt und gleichmäſsig granuliert, eine Erscheinung, welche höchstwahrscheinlich die Folge der durch das Reagens hervorgerufenen Gerinnung ist. Dem Aggregatzustande nach ist die Interfilarmasse mindestens zum Teil tropfbar flüssig. Dies geht aus Beobachtungen Flemmings an lebenden Knorpelzellen hervor, bei denen er tanzende Bewegungen der im Paramitom eingeschlossenen Fettröpfchen wahrnehmen konnte, was ja nur durch die Annahme einer tropfbaren Flüssigkeit erklärt werden kann. Dieselbe Erscheinung fand Flemming am Zellsafte von Pflanzenzellen (Spirogyrafäden). Diese Molekularbewegungen können jedoch auch in Flüssigkeiten stattfinden, die in Hohlräume des Paramitoms (Vakuolen) eingeschlossen sind, unter der Voraussetzung, daſs sich die homogene und feste oder festweiche Substanz des Paramitoms in ihrem Lichtbrechungsvermögen nur wenig von den eingeschlossenen Flüssigkeitströpfchen unterscheidet, somit die

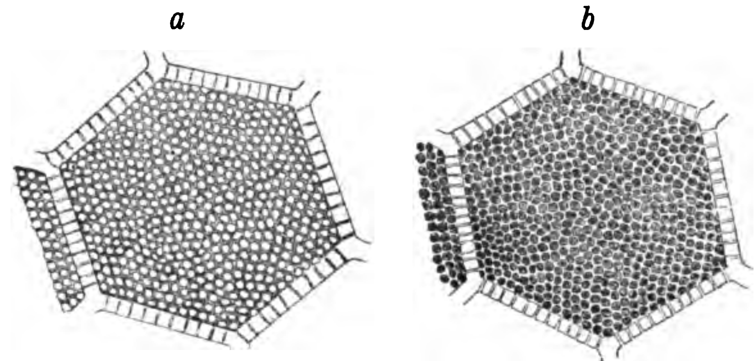


Fig. 422. Epithelzelle vom Schwanze des Axolotls, im lebenden Zustande untersucht. *a* Bei Einstellung auf die Zelloberfläche, *b* bei etwas tieferer Einstellung gezeichnet. (Aus Henneguy.)

Vakuolengrenzen nicht gesehen werden können. Auf die früher mitgeteilten Beobachtungen stützt Flemming seine Anschauung vom Bau des Protoplasmas, welcher von diesem Autor als ein fädig-netziger bezeichnet wird. Eine andere Anschauung vertritt Bütschli ([50]). Nach ihm besteht das Cytoplasma aus zwei eiweiſshaltigen, miteinander nicht mischbaren Flüssigkeiten und besitzt eine schaumig-wabige Struktur ähnlich wie Seifenschaum, dadurch hervorgerufen, daſs die zäherflüssige Substanz, das Hyaloplasma, von dicht gedrängten, kleinsten Hohlräumen durchsetzt ist, welche die zweite Flüssigkeit, das Enchylemma enthalten (siehe Fig. 422). Die scheinbare Netzstruktur des Cytoplasmas ist eine optische Täuschung, hervorgerufen durch die Dünne der Alveolenwände (Wabenbautheorie). Dieser Theorie entspricht am meisten in seinem Aussehen das Cytoplasma der Protozoen und das der Pflanzenzellen, wie denn die Theorie B.s überhaupt bei den Botanikern den meisten Anklang gefunden hat.

Die Granulartheorie, aufgestellt von Altmann ([51]), läſst das Cytoplasma zunächst aus einer scheinbar homogenen und unbelebten Masse bestehen, die Intergranularsubstanz, in welcher feinste, durch besondere Methoden sichtbar zu machende Körnchen als die ausschlieſslichen Träger aller Lebenserscheinungen (Bioblasten, Altmann)

eingebettet sind (siehe Fig. 423). Die Anwesenheit von Fäden und netzförmigen Strukturen wird als Aneinanderlagerung von Körnchen erklärt. Diese Altmannsche Theorie hat sich nur wenige Anhänger erwerben können, und zwar schon deshalb, weil sie sich auf Methoden stützt, deren Beweiskräftigkeit angefochten wird. Andere Theorien wie die Micellentheorien Naegelis [52], die Tonoplastentheorie von de Vries [53] und die Plasomentheorie Wiesner's [54] haben nur den Wert geistreicher Hypothesen. Der Grund, warum so verschiedene Theorien sich nebeneinander behaupten können, ist wohl der, dafs jede derselben einen zu einseitigen Standpunkt einnimmt, da sicherlich nicht bei allen Zellen das Cytoplasma dasselbe Aussehen besitzt, ja nicht einmal während des ganzen Zellebens das gleiche Aussehen beibehält. Für Koelliker [55] ist das Protoplasma (Cytoplasma) aller embryonalen und jungen Zellen homogen. Erst später treten in demselben mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume auf, von deren Zahl und Gröfse es abhängt, ob das Cytoplasma eine schaumige oder netzige Struktur erhält.

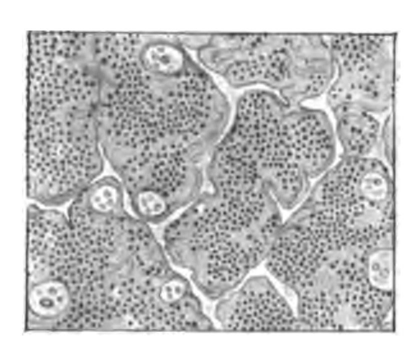


Fig. 423. Aus einem Schnitte vom Pankreas der Maus. Fixierung nach Altmann. Die Bioblasten sind allein gefärbt. (Nach Altmann aus Henneguy.)

Alle diese Theorien lassen übrigens die Frage nach dem innersten Wesen des Cytoplasmas unberührt, was schon daraus hervorgeht, dafs es Zellen gibt, deren Cytoplasma im Leben überhaupt kein Strukturdetail erkennen läfst. Wo solche bisher erkannt wurden, verdienen sie gewifs als Tatsachen, welche häufig auch mit bestimmten Funktionen der Zelle sich in Beziehung bringen lassen, gebührend registriert zu werden; im Hinblick aber auf Verhältnisse wie bei den Samenfäden, deren Kopf der alleinige Träger aller vererbbaren Eigenschaften des Vatertieres ist, und doch, mit den besten Hilfsmitteln der Gegenwart untersucht, nichts weiter erkennen läfst als homogene Massen, mufs man fast die Hoffnung aufgeben, dafs die Vorrichtungen für die feinsten Vorgänge des Zellebens jemals gefunden werden!

Begrenzung des Zelleibes nach aufsen. **Zellmembran.** Zellen, bei welchen das Cytoplasma nackt zutage liegt, die also keinerlei optisch differenzierbare Hülle besitzen, gibt es nur wenige; hierher sind die Eizellen und jungen Furchungszellen zu rechnen; vielleicht verdanken auch die sogenannten Syncytien solchen nackten Zellen ihre Entstehung; es sind dies gröfsere, meist flächenhafte Ansammlungen von Cytoplasma, in welchen durch die Lage der Kerne die einzelnen Zellterritorien zwar angedeutet werden, Zellgrenzen jedoch weder sichtbar noch irgendwie darstellbar sind. Selbst bei den nackten Zellen ist jedoch die Hüllenlosigkeit nur eine scheinbare; man ist, um die osmotischen Verhältnisse erklären zu können (der osmotische Druck in der tierischen Zelle beträgt 7—8 Atmosphären), zur Annahme eines physikalischen Oberflächenhäutchens (Plasmahaut, Pfeffer [56]) gezwungen, an deren Stelle häufig eine optisch wahrnehmbare Verdichtung des Cytoplasmas tritt — Ektoplasma der

Zoologen, so genannt im Gegensatze zum übrigen Zelleibe, dem Endoplasma. Für festere Grenzschichten, welche ebenfalls vorkommen, hat F. E. Schulze folgende Namen vorgeschlagen ([57]): Crusta, wenn der Hülle, wie bei einer Brotkruste, die scharfe Begrenzung nach innen fehlt, während die eigentliche Zellmembran sich auch gegen den Zelleib scharf abgrenzt; die Zellmembran kann nur die freie Oberfläche der Zelle bedecken, Cuticula, oder die ganze Zelle einhüllen, Pellicula.

Die **Konsistenz des Zelleibes** ist, obzwar bei verschiedenen Zellen sehr verschieden, trotz erstaunlicher Kohäsion in der Regel sehr weich, oft so, dafs man über ihren Aggregatzustand, ob flüssig oder fest, in Zweifel geraten kann.

Zellform. Unter diesen Umständen mufs natürlich auch die Hülle der Zelle einen Einflufs auf die Form derselben gewinnen, und so sehen wir, dafs Zellen mit weichen Cytoplasma und gleichzeitig dünner oder fehlender Hülle imstande sind, ihre Form fortwährend zu ändern und die mannigfachsten Gestalten anzunehmen, während andere Zellen, wie die Nervenzellen, Epithelzellen etc. gewisse beständige Formen besitzen, die ein Erkennungsmerkmal für diese Zellarten mit abgeben. Als Grundform aller Zellen mufs jedoch die Kugelform angesehen werden als diejenige, welche junge Zellen am häufigsten zeigen und frei bewegliche Zellen, wie die weifsen Blutkörperchen, immer wieder annehmen (Gesetz der kleinsten Oberflächen). Von dieser Gestalt aus führen mit abnehmender Symmetrie die verschiedensten Abweichungen schliefslich bis zu den bizarrsten Formen (s. das Kapitel „Einleitung").

Färbbarkeit der Zelle. Chemische Konstitution derselben. Die lebende Zelle wurde lange Zeit für unfärbbar gehalten, bis Brandt ([58]), Certes ([59]) und Henneguy ([60]) unabhängig voneinander zeigten, dafs gewisse Anilinfarben (z. B. mit Kreide neutralisiertes Bismarckbraun) den Zelleib und schliefslich auch den Zellkern färben, ohne dafs dadurch die Zelle abstirbt. Lackmus u. a. Farbstoffe dringen jedoch erst nach dem Tode der Zelle in dieselben ein. An soeben getöteten Zellen fand Fr. Schwarz ([61]) die Reaktion des Cytoplasmas alkalisch, während der Zellsaft sauer reagierte. Über die chemische Konstitution der Zelle ist nur wenig bekannt. Nach Danilewsky ist das Cytoplasma eine chemische Verbindung von grofser Unbeständigkeit, die sehr leicht in jene zum Teil selbst noch hoch zusammengesetzten Körper zerfällt, die bei einer Analyse desselben gefunden werden. Bei einer solchen, von Reinke und Bodewald ([62]) an Fruchtbehältern von Aethalium septicum durchgeführt, erhielten die genannten 71,6 % Wasser und 26,4 % Trockensubstanz, darunter stickstoffhaltige Substanzen 30 %, Kohlenhydrate 41 %, Mineralbestandteile 29 %. Die stickstoffhaltigen Substanzen bestanden zum gröfsten Teile aus Eiweifskörpern, namentlich aus Myosin, Vitellin, Globulinen und Nukleoproteiden, unter letzteren eine Substanz, das Plastin (unlöslich in Magnesiumsulfat und Kochsalzlösung, im Magen- und Pankreassafte, durch Säuren fällbar) eine Substanz, die sowohl v. R. u. R. als auch von Zacharias ([63]) und Schwarz ([64]) als für das Cytoplasma charakteristisch angesehen wird. Daneben fanden sich Cholestearine, Lecithine, Xanthinkörper, Glykogen und Fette sowie fettsaure Salze vor. Hierzu ist noch zu bemerken, dafs hier und in allen ähnlichen Analysen die Substanz der Kerne begreiflicherweise mitbestimmt wurde, mit deren Menge der Nuklein-

gehalt Hand in Hand geht. (Das Weitere siehe unter chemische Konstitution des Kernes.) Auch über die chemische Natur der Zellmembranen weifs man nur, dafs sie sich in konzentrierten Säuren und Alkalien sowie in Magensaft lösen, wenn sie nicht zu dick sind, sonst aber in diesen Reagenzien nur aufquellen.

Der **Zellkern** (Nukleus, Karyon) präsentiert sich zumeist als ein kugliges oder ovales, zuweilen auch stäbchenförmiges, seltener lappiges oder ganz unregelmäfsiges Gebilde, welches, von der Umgebung mehr oder weniger scharf abgegrenzt, im Innern des Zelleibes zentral oder exzentrisch gelegen ist und sich von letzteren nicht blofs optisch, sondern auch durch seine chemischen Eigenschaften unterscheidet. In ersterer Hinsicht erscheint der Zellkern meist stärker lichtbrechend wie das Cytoplasma und daher in vielen Fällen schon in den lebenden Zellen sichtbar; anderseits müssen wir ihm auch auf Grund seines Verhaltens gegen Essigsäure, welche ihn sofort deutlich hervortreten läfst*), sowie gegen gewisse Tinktionsmittel**), die ihn entweder intensiver als die Zellsubstanz oder nur ihn allein färben, eine besondere, von dieser verschiedene chemische Konstitution zuschreiben. (Näheres darüber s. weiter unten.) Die Gröfse des Kernes ist bei verschieden grofsen Zellen verschieden, steht aber zur Zellgröfse nicht immer in einem geraden Verhältnisse, so z. B. bei den Jugendformen der weifsen Blutkörperchen (den sog. Lymphocyten), kleine Zellen, bei welchen das Cytoplasma nur als dünner Mantel den relativ grofsen Kern umgibt, so dafs derselbe für den ersten Anblick als nackt gelten könnte. Im allgemeinen schwankt der Durchmesser von (kugeligen) Kernen bei Säugern zwischen 0,004 mm bis 0,045 mm (Kerne der Eizellen und gewisser Ganglienzellen).

In bezug auf das Vorkommen der Kerne in den Zellen wurde oben bemerkt, dafs alle tierischen Zellen im jugendlichen Zustande ein derartiges Gebilde besitzen. In vielen Zellen ist der Kern indessen während des Lebens so blafs, dafs er ohne Zusatz von Reagenzien (Essigsäure) übersehen wird. Es gehören hierher beispielsweise die Kerne der Hornhautzellen, der Linse, die roten Blutkörperchen des Frosches u. a. In anderen Fällen wiederum wird der Kern durch Einschlüsse des Cytoplasmas, wie Fettröpfchen, Pigment usw. verdeckt. Bei manchen Zellarten endlich ist der Kern wohl im jugendlichen Alter vorhanden; derselbe verkümmert jedoch bei der weiteren Entwicklung und verschwindet ganz, so dafs man in der Tat im tierischen Organismus Zellen antrifft, die des Kernes vollständig entbehren. Es gehören hierher die roten Blutkörperchen der Säuger, sowie die verhornten Zellen der Epidermis. Anderseits gibt es aber auch zwei- und selbst vielkernige Zellen; zu letzteren als Beispiel die sog. Ostoklasten des Knochenmarkes.

Was die Struktur des Kernes anlangt, so war die ursprüngliche Auffassung die, dafs der Kern ein bläschenförmiges Gebilde sei mit einer festen Membran und flüssigem Inhalte. Allein schon Stricker ([65]) glaubte die Richtigkeit dieser Annahme auf Grund zahlreicher Beobachtungen von Formveränderungen des Kernes (Sprossenbildung, Ab-

*) Wahrscheinlich durch Gerinnungen und nicht, wie früher geglaubt wurde, durch Schrumpfung.

**) Kernfarben; dazu gehören Jod, Hämatoxylin, Saffranin, Gentianaviolett usw.

plattung des Kernes, Zusammenfliefsen von Kernen) bestreiten zu müssen, obwohl anderseits das Vorhandensein einer doppelten Kontur, die eine Kernmembran andeuten konnte, bei vielen Zellen (Eizellen, Ganglienzellen) nicht zweifelhaft war. Die Untersucher der Folgezeit haben sich teils gegen, die meisten jedoch für die Existenz einer Kernmembran ausgesprochen.

Während Pfitzner (66), Retzius (67) und Brafs (68) so weit gingen, die Realität einer Kernmembran überhaupt zu leugnen und dieselbe nur als optischen Ausdruck einer scharfen Grenze zwischen Kern und Zelleib anzusehen, halten Strafsburger (69), Heuser (70) und Guignard (71) dafür, dafs die Hülle des Kernes von verdichtetem Cytoplasma gebildet wird. Für die Existenz einer selbständigen Kernmembran ist zunächst Koelliker (72) eingetreten mit dem Hinweise auf den Umstand, dafs viele Kerne sich samt ihrer Hülle isolieren lassen, während Flemming (73) noch weiter an der Kernmembran 2 Schichten unterscheidet: eine äufsere, geschlossene, unfärbbare, die „achromatische Kernmembran“, und eine innere, gitterförmige und färbbare, aus einer Verdichtung des Kerngerüstes entstanden, die „chromatische Wandschicht“ (Kernrindenschicht; R. Hertwig 74, Soltwedel 75). Auerbach (76) unterscheidet eine cytogene äufsere und eine karyogene innere Membran, während Pfitzner (77) die Hülle des Kernes (bei Hydra und beim Salamander) sogar für vierschichtig hält. Sicher ist, dafs in vielen Fällen, wo der ruhende Kern keine Hülle zeigt, eine achromatische Kernmembran in den ersten Stadien der Kernteilung aufs deutlichste sichtbar wird. Ruhende Kerne verhalten sich vielfach wie Flüssigkeitstropfen (Beobachtungen E. Albrechts 78 an unreifen Seeigeleiern); doch stehen anderseits der generellen Annahme einer flüssigen Begrenzungsschicht (durch lipoide Substanzen; E. Albrecht 79) Kernformen entgegen, die als ruhende statische Konfigurationen eines flüssigen Gebildes undenkbar sind (Gurwitsch 80).


Fig. 424. Kern einer Bindesubstanzzelle der Salamanderlarve. (Nach Flemming.)

Auch der Inhalt des Kernes (das Karyoplasma), den man früher als Flüssigkeit oder als weiche Masse ohne weitere Struktur ansah, hat in der Neuzeit eine umfassende Durchforschung erfahren. Es stellte sich dabei heraus, dafs als homogen höchstens Kerne in verhornenden Epithelzellen zu bezeichnen wären, Kerne, die jedoch selbst in der Mitverhornung oder im Untergang begriffen sind. Sonst besitzen alle Kerne eine Struktur, an welcher man folgende 3 Substanzen unterscheiden kann: 1. das Kerngerüst, Karyomitom Flemming (81), 2. die Kernkörperchen oder Nukleolen, R. Hertwig (82), 3. den Kernsaft oder die Zwischensubstanz, Paralinin Fr. Schwarz (83).

Das Kerngerüst besteht aus feineren oder gröberen, häufig knotig verdickten Fäden oder Strängen, welche, sich in unregelmäfsiger Weise durchflechtend, ein räumliches Netzwerk (Gerüst) bilden (s. Fig. 424), das in den verschiedenen Kernen in verschiedenem Grade entwickelt ist.

Während im grofsen und ganzen die Zellkerne junger, wachsender Gewebe dichtere Netze haben als die vollkommen ausgebildeten Gewebe (Schwalbe[84]), ist in einzelnen Zellkernen das Gerüst so locker, dafs es kaum mehr diesen Namen verdient (z. B. bei gröfseren Ganglienzellen). In der Peripherie des Kernes verschmelzen die Fäden zu einer zusammenhängenden oder auch durchbrochenen Schicht, der „chromatischen Wandschicht“ Flemmings ([85]), oder erreichen nur in beschränkter Anzahl die Kernoberfläche, ohne sich hier auszubreiten. Von den Fäden des Zelleibes unterscheiden sich die Fäden des Kerngerüstes durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen sowie durch die Affinität zu bestimmten Farbstoffen (Kernfarben), welche Eigenschaft durch das Vorhandensein einer besonderen Substanz, des Chromatins (Flemming[86]; vergl. weiter unten) bedingt ist. Es wird angenommen, dafs das Chromatin in Form von dichtgereihten Körnchen („Chromatinkugeln“; Pfitzner[87]), einer ungefärbt bleibenden Substanz (Lininingerüst; Fr. Schwarz[88]) eingelagert ist, da unter Umständen ungefärbte feine Fortsetzungen des Gerüstes im Kernsafte sichtbar werden, anderseits die färbbaren Fäden manchmal deutlich körnig erscheinen. Durch Zusatz gewisser Reagenzien (organische Säuren, Chromsäure, Goldchlorid in bestimmten Konzentrationen) werden die Fäden in verschärfter Form fixiert, können jedoch — und dadurch steht ihre vitale Existenz aufser allem Zweifel — auch ohne diese Zusätze häufig schon an der lebenden Zelle gesehen werden. Sehr geringe Formenänderungen des Gerüstes, die bei längerer Beobachtung sich in einzelnen Fällen feststellen liefsen, können ebenso durch Vorgänge des Stoffwechsels, wie durch eigene Kontraktilität der Fäden bedingt sein (Flemming[89]). In diesem Gerüste, und zwar seinen Fäden ein- oder angelagert oder auch ganz frei im Kernsafte liegend, finden sich die Nukleolen vor, rundliche Gebilde, deren Lage regelmäfsig eine exzentrische ist, jedoch so, dafs sie nur in seltenen Ausnahmen mit der Kernwand in unmittelbare Berührung treten. Ihre Zahl ist beschränkt; während die meisten Zellen nur ein Kernkörperchen besitzen („uninukleoläre K.“ Auerbach[90]), kommen in anderen mehrere, gewöhnlich 3—5 vor („multinukleoläre K.“ Auerbach[91]), worunter häufig eines die anderen an Gröfse übertrifft (Haupt- und Nebenkernkörperchen). Die Nukleolen zeigen weder eine Hülle noch sonst eine Eigenstruktur, abgesehen davon, dafs sie häufig noch einen oder mehrere und dann in der Regel ungleich grofse, mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume (Vakuolen) enthalten, welche ihr Entdecker Schrön ([92]) für feste Körperchen hielt, weshalb sie auch heute noch als Schrönsche Körner (Nucleololi, Nucleolini) bezeichnet werden. Die echten Nukleolen färben sich ähnlich wie das Chromatin, dürfen aber nicht mit Chromatinansammlungen im Gerüste, den sog. Netzknoten, verwechselt werden, von denen sie sich durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen sowie durch spezielle Reaktionen (s. unter chemischer Konstitution des Kernes) unterscheiden. Da fast in allen Kernen Nukleolen zu finden sind (nur den Kernen der roten Blutkörperchen der unteren 4 Wirbeltierklassen scheinen sie zu fehlen, „enukleoläre Kerne“; Auerbach[93]), so darf man wohl annehmen, dafs sie einen wesentlichen Bestandteil derselben bilden, wenn auch ihre Beziehungen zu den einzelnen Kernfunktionen keineswegs noch genügend klargestellt sind.

Die Gröfse der Nukleolen, obwohl innerhalb weiter Grenzen schwankend, überschreitet den Durchmesser 2—6 μ nur in Ausnahmefällen (z. B. bei grofsen Ganglienzellen bis zu 20 μ und darüber) und steigt und fällt auch nicht immer mit der Kerngröfse. Für manche Objekte wird eine sehr hohe Zahl der Nukleolen angegeben (von Koelliker [94] bei Eiern von Amphibien und Reptilien 100—120, von Auerbach [95] für Säuger und Batrachier in extremen Fällen selbst bis über 100); indes hat Flemming ([96]) speziell gegen die Angabe Auerbachs eingewendet, dafs hier offenbar Netzknoten mitgezählt wurden. Der Hauptnucleolus des Eikernes vieler Tiere zeigt eine bisher völlig rätselhafte Differenzierung in zwei mehr oder weniger eng zusammenhängende Teile, wovon der kleinere stärker lichtbrechend und stärker tingierbar ist. Die von Fromann ([97]) beschriebenen Körnerfäden und Stränge sind in den meisten Fällen nicht zu sehen, doch hat auch E. Zacharias ([98]) durch Färbung mit Blutlaugensalz und Eisenchlorid an den Nukleolen von Galanthus ein feinmaschiges Gerüst erhalten. Die Zahl der Nukleolen scheint physiologischen Schwankungen unterworfen zu sein; sie vermehren sich durch einfache Teilung, anderseits können aber auch mehrere kleine Nukleolen zu einem einzigen gröfseren zusammenfliefsen (Beobachtung von E. Zacharias ([99]) an lebenden Charazellen 1885). Während der Kernteilung werden sie unsichtbar. Nach der Ansicht Flemmings ([100]) ist es wahrscheinlich, dafs die Nukleolen besondere Reproduktions- und Ansammlungsstellen des Chromatins oder einer Vorstufe beziehungsweise einer Doppelverbindung desselben darstellen. Pfitzner ([101]) betrachtet die Substanz der Nukleolen mit Rücksicht auf ihr Verhalten bei der Kernteilung geradezu als einen Stoff, der dazu bestimmt ist, in Chromatin umgewandelt zu werden, während R. Hertwig ([102]) die Nukleolen als Depot für überschüssige Kernstoffe ansieht. Ein rhythmisches, langsames Pulsieren der Schrönschen Vakuolen am lebenden Echinodermenei beobachtete Haecker ([103]).

Die dritte Substanz, welche den Kern zusammensetzt, ist der Kernsaft (das Achromatin, Pfitzner [104], Paralinin, Fr. Schwarz [105]). Dieser füllt die zwischen den Strängen des Kerngerüstes vorhandenen Lücken aus und erscheint im Leben vollständig homogen und strukturlos. Sein Aggregatzustand ist noch nicht genügend festgestellt und scheint nach verschiedenen Beobachtungen von tropfbar flüssiger bis zu weichgallertiger Konsistenz schwanken zu können. Aus dem relativ hohen Brechungsindex, den feinkörnigen Gerinnungen, die durch Reagenzien auftreten und aus seiner Färbbarkeit durch Stoffe, die auch Fäden der Zellsubstanz und Interzellularsubstanzen färben (wie Karmine, Pikrokarmin usw.), schlofs Flemming ([106]), dafs der Kernsaft neben Salzen auch Eiweifskörper oder Ähnliches in gequollenem oder gelöstem Zustande enthalten müsse. M. Heidenhain ([107]) nimmt nach Befunden an Sublimatpräparaten neben einem feinen (Linin-) Gerüste im Kernsafte noch Körnchen an, welche dem Gerüste eingelagert sind und sich mit Rubin lebhaft rot färben (Lanthanin oder Oxychromatin).

Die soeben gegebene Darstellung vom Aufbau des Zellkernes deckt sich mit den Anschauungen Flemmings ([108]); indes hat schon Flemming ([109]) selbst darauf hingewiesen, dafs in besonderen Fällen der Kern eine andere Architektur zeigen kann, und als auffallende Beispiele hierfür

die eigentümliche Form der Kerne der Speicheldrüsenzellen von Chironomuslarven, der Stäbchenzellen der Säugerretina usw. angeführt. Bütschli ([110]) hat seine Wabenlehre (siehe bei Cytoplasma) auch auf den Kern ausgedehnt und das Aussehen vieler Kerne, namentlich von Protozoen, scheint seiner Auffassung recht zu geben. Nach dieser von Lauterborn ([111]), Schaudinn ([112]) u. a. weiter ausgebauten Theorie bildet die Kernsubstanz ein achromatisches Wabenwerk, welches dem Liningerüst der Flemmingschen Schule entspricht. Die Maschen dieses Wabenwerkes sind von Kernsaft (Enchylemma Bütschli [113]) ausgefüllt, während das Chromatin (und Oxychromatin) in die Knotenpunkte des Wabenwerkes eingelagert ist. Das Enchylemm Bütschlis scheint den Oedematinkugeln Reinkes ([116]) zu entsprechen, welcher den Bau des Kernes für pseudowabig erklärt, hervorgerufen durch die Einlagerung gröfserer Körner, der eben genannten Oedematinkugeln, in eine hyaline Grundsubstanz, welche das Chromatin und Oxychromatin, beide in Körnchenform, enthält.

Denkt man sich übrigens die Wabenwände Bütschlis, das Fachwerk der hyalinen Grundsubstanz Reinkes, durchbrochen und schliefslich auf schmale Brücken reduziert, so ist damit der Kontrast beseitigt, der zwischen diesen Auffassungen und der Flemmings besteht, und es ist ganz gut denkbar, dafs solche Reduktionen namentlich bei der Kernteilung tatsächlich eintreten.

Nach Altmanns ([115]) Theorie besteht auch der Zellkern aus dichtgedrängten Granulis „Karyoblasten“ und einer Intergranularmasse, welche durch Reagenzienwirkung verändert, das Chromatingerüst Flemmings darstellt. Dafs Altmann ([116]) die Granula als die Träger des Lebens ansieht und somit die Zwischensubstanz als etwas Nebensächliches betrachtet, ist auf den Kern angewendet, der schwächste Punkt seiner ganzen Theorie und geeignet, dieselbe ad absurdum zu führen. Dies hat auch Altmann selbst eingesehen und später ([117]) zugestanden, dafs „die intergranuläre Substanz den wesentlichen Bestandteil des Kernes bilde“. Allerdings kommen auch Kerne vor, wie die der kleinsten Leukocyten oder die der Spinndrüsenzellen von Raupen, welche aufser einer unfärbbaren Grundmasse nur eine dichte Einlagerung von Körnchen ohne Andeutung von Fäden oder Gerüsten zeigen (granulärer Typus); jedoch geben diese Körnchen die Farbreaktionen des Chromatins, zum Teil die des Lanthanins, und entsprechen somit nicht den Altmannschen Granulis. Dafs Altmanns Theorie nur beschränkten Beifall gefunden hat, wurde schon oben erwähnt.

Nach C. Rabl ([118]), dessen Theorie eine Erweiterung der Flemmingschen ist, zeigt der Zellkern schon im Ruhestadium eine deutliche „Polarität“. Das chromatische Kerngerüst besteht nach ihm aus einer Anzahl dicker, schleifenförmig gebogener Chromatinfäden, welche sämtlich gegen eine bestimmte Partie des Zelleibes, das Polfeld, konvergieren und demselben ihre Scheitel zukehren. Diese Anordnung wird dadurch mehr oder weniger verdeckt, dafs die schleifenförmigen, „primären“ Fäden, selbst stark geschlängelt, durch ebenfalls geschlängelte, feinere, „sekundäre“ und noch feinere „tertiäre“ Chromatinfäden zusammenhängen und so in das Gerüst des ruhenden Kernes umgewandelt werden.

Chemische Konstitution des Zellkernes. Unsere Kennt-

nisse über die Konstitution des Zellkernes und seiner Teile sind ebenso dürftig wie beim Cytoplasma. Durch Mieschers ([119]) Untersuchung der Eiterkörperchen wurde zunächst die Anwesenheit eines phosphorhaltigen Eiweifskörpers in den Kernen festgestellt, des Nukleins. Nach Miescher soll demselben (für das Lachssperma) die Formel $C_{29}H_{49}O_{22}N_9P_3$ zukommen; späteren Untersuchern gelang es indes, mehrere Nukleinarten von etwas abweichender Zusammensetzung aufzudecken. Das Nuklein ist nach Zacharias ([120]) an die chromatische Substanz im Kerne gebunden, ist jedoch mit dem Chromatin nicht vollständig identisch (Mathews [121]). Zacharias ([122]) fand neben Nuklein im Zellkerne Plastin als Bestandteil des Zellsaftes und der Nukleolen, welch' letztere daneben noch einen weiteren Eiweifskörper enthalten. Fr. Schwarz ([123]) hat auf Grund mikrochemischer Untersuchungen folgende Substanzen aufgestelllt; 1. das Chromatin, den färbbaren Anteil des Kerngerüstes, 2. das Linin (von λίνον, Faden), die zweite Substanz des Gerüstes, welche ungefärbt bleibt; beide Substanzen unterscheiden sich, abgesehen von ihrer Färbbarkeit, dadurch, dafs Chromatin in Kaliumphosphat und in Kaliumferrocyanat löslich ist, das Linin jedoch nicht, 3. das Pyrenin (von πυρήν Kern), aus dem die echten Nukleolen bestehen, vom Chromatin durch seine Unlöslichkeit in 20 %iger Kochsalzlösung sowie in 1 %iger Kaliumferrocyanatlösung trennbar, 4. das Amphipyrenin, die Substanz der Kernmembran, welche sich vom Pyrenin durch schlechtere Färbbarkeit und schlechtere Löslichkeit in verdünnter Lauge (Pottaschenlösung) unterscheidet, endlich 5. das Paralinin, den Kernsaft bildend, unlöslich in künstlichem Magensafte, welcher das Linin löst. Die Verläfslichkeit der Schwarzschen Angaben wurde in der Folge, als auf ganz unsichere Basis aufgebaut, von verschiedenen Seiten (u. a. von Halliburton ([124]) und Chittenden ([125]) bestritten; nichtsdestoweniger ist die Schwarzsche Bezeichnungsreihe von vielen Autoren akzeptiert worden.

Zentralkörper und Sphären. Im Jahre 1887 wurde durch die Untersuchungen van Benedens ([126]) und Boveris ([127]) am Askaridenei die allgemeine Aufmerksamkeit auf Gebilde gelenkt, die bei dem genannten Objekte während der Kernteilung an der Spitze der Teilungskegel zu sehen sind und für den ganzen Vorgang von einschneidender Bedeutung zu sein schienen. Etwas Ähnliches hatte Flemming ([128]) schon 1875 am Najadenei gesehen und van Beneden ([129]) 1876 am Dicyemidenei unter dem Namen Polkörperchen beschrieben. Im Jahre 1883 gab van Beneden ([130]) für das Askaridenei eine nähere Beschreibung der polaren Differenzierung, von ihm Attraktionssphäre genannt. Sie besteht zunächst aus einer zentralgelegenen homogenen Kugel, dem „Zentralkörper“, welcher von einem hellen Hofe, der „Markzone“, und weiterhin von einer mehr körnigen „Rindenzone“ umgeben wird. Da van Beneden später ([131]) erkannte, dafs die Attraktionssphäre sich bei der Kernteilung ebenfalls teilt und auch später noch sichtbar bleibt, nahm er an, dafs es sich hier um ein permanentes Zellorgan handle. Boveri konnte ([132]) die Beobachtung van Benedens am selben Objekte bestätigen; er fand im Zentralkörper, von ihm Centrosom genannt, noch ein winziges Körnchen auf, das „Centriol“. Den dunklen Hof um das Centrosom, der Rindenzone van Benedens entsprechend, hielt er für eine besondere Substanz, welche nur im Stadium der Kernteilung sich zu einer Kugel zusammenzieht, sonst aber schlecht

abgegrenzt ist, und gab ihr den Namen Archoplasma. Die Körnchen des Archoplasmas ordnen sich in radiär gegen das Centrosom gerichtete Reihen und bilden in ihrer Gesamtheit den Aster („Polsonne" der Autoren). Die Angaben van Benedens und Boveris hatten zur Folge, dafs Nachrichten von ähnlichen Funden auch in ruhenden Zellen von allen Seiten einliefen. In den meisten Fällen wurde dabei die Existenz von einem stark lichtbrechenden Körnchen im Zelleibe festgestellt, welches von der sogenannten Sphäre, [(Flemming): Kupffer (133) hat sie als erster unter dem Namen „Zentralmasse" beschrieben], d. h. von einem lichten Hofe oder einer strahlig differenzierten Partie des Protoplasmas umgeben, bald näher bald entfernter vom Kerne zu finden ist und sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt. Häufig sind statt eines einzigen Körnchens zwei („Diplosomen" Zimmermann [134]) an Gröfse ungleiche (siehe Fig. 425), selten mehrere vorhanden, die dann durch zarte Fäden untereinander verbunden sind (Heidenhains „Mikrozentrum" [135]). Mitunter ist das einfache Körnchen stäbchen- oder hantelförmig: Formen, welche vielleicht eine spätere Teilung andeuten. Für alle diese Körnchen hat Flemming ([136]), um der einbrechenden Verwirrung in der Nomenklatur zu steuern, den Namen Zentralkörper vorgeschlagen und hält sie für gleichwertig dem Centriol Boveris. Mit dem Zentralkörper dürfen die sogenannten „Basalkörperchen" (Apathy [137]) nicht verwechselt werden, ganz ähnlich aussehende und ähnlich sich färbende Körnchen nahe der freien Oberfläche echter Flimmerzellen, an welchen deren Flimmerhaare sich anheften (v. Lenhossek hält sie für Zentralkörper [138]).

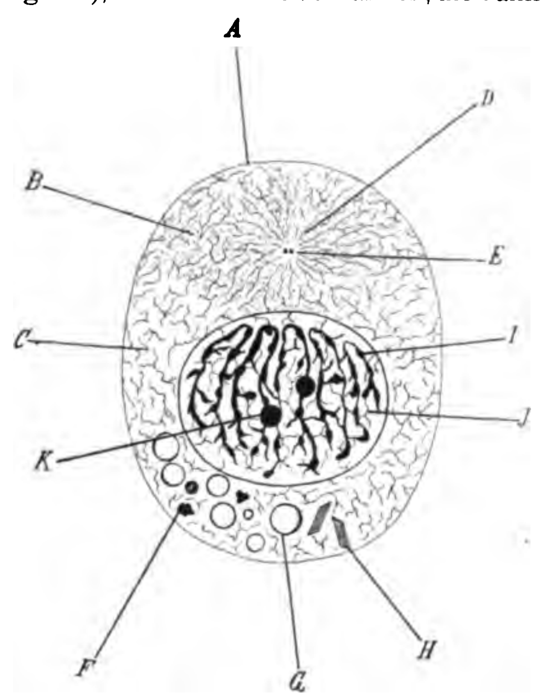


Fig. 425. Schema der Zelle.
A Zellmembran. *B* Mikrosomen. *C* Filarmasse. *D* Attraktionssphäre. *E* Zentralkörper (hier als Doppelkorn vorhanden). *F* Pigmenteinschlufs. *G* Flüssigkeitstropfen. *H* Kristalleinschlüsse. *I* Chromatingerüst des Kernes. *J* Liningerüst. *K* Einer der beiden Nukleolen.

Der Annahme van Benedens, die Zentralkörper seien permanente Zellorgane, widersprechen, abgesehen davon, dafs ihr Nachweis bei manchen Zellarten überhaupt noch aussteht, neuere Erfahrungen mit künstlicher Parthenogenese an Seeigeleiern (Loeb [139], Wilson [140]), wobei die Zentralkörper von neuem entstehen müssen.

In dem ebengenannten Falle erfolgt ihre Neubildung aus dem Cytoplasma, während Brauer für Spermatocyten von Ascaris ([141]), Rückert ([142])

für Copepodeneier eine nukleare Herkunft des Zentralkörpers nachwies, der bei einigen Infusorien und Rhizopoden, z. B. Euglipha (Schewiakoff [143]) den Kern gar nicht verläfst. Für die Zentralkörper scheinen daher verschiedene Provenienzen möglich zu sein; auch ihre Hülle, das Archoplasma Boveris, bietet bei den verschiedenen Tierformen verschiedene und zum Teil veränderliche Bilder dar, auf die ins einzelne einzugehen hier zu weit führen würde.

Unter dem Namen Nebenkern (Paranukleus) sind von verschiedenen Autoren Einschlüsse des Cytoplasmas beschrieben worden, die, wie schon der Name andeutet, in ihrer Form und Färbbarkeit dem Kern ähneln. Manche dieser Nebenkerne sind als normale Zellbestandteile erkannt worden, wie der Nebenkern der Spermatocyten (durch Meves [144]) und der Balbianische Dotterkern der Eizelle (durch Winiwater [145], Gurwitsch [146]), welche, da sie Zentralkörper enthalten, als Sphären aufzufassen sind; andere Nebenkerne, so der von Nufsbaum ([147]) zuerst beschriebene Nebenkern der Pankreaszellen entstehen wahrscheinlich durch chromatolytische Prozesse (Henneguy [148]) oder sind auf Zelleinschlüsse zum Teil parasitärer Natur (Coccidien?) zurückzuführen, so die von Gaule ([149]) beim Frosche, von Danilewsky ([150]) bei der Schildkröte beschriebenen u. a.

Lebenserscheinungen der Zelle. Bei der Definition der Zelle wurde hervorgehoben, dafs sie bestimmte Erscheinungen erkennen läfst, welche sie als lebendes Wesen charakterisieren; diese Erscheinungen sind: 1. die Fähigkeit, selbständige Bewegungen auszuführen, 2. Stoffe von aufsen aufzunehmen, zu assimilieren und auszuscheiden, 3. sich fortzupflanzen und zu vermehren.

Die Bewegungen der Zelle. Die Bewegungserscheinungen der Zelle sind entweder auf das Zellinnere, also auf das Cytoplasma, und die in demselben eingeschlossenen Gebilde beschränkt oder zeigen sich in Gestaltveränderungen der Zelle selbst oder eigener Anhänge derselben. Zu den Bewegungen ersterer Art gehört zunächst die Plasmaströmung (Corti [151]), häufig an Zellen pflanzlicher Art (besonders schön an Charazellen), aber auch an tierischen Zellen wahrnehmbar, wie bei den Amoeben und anderen Infusorien. Es handelt sich dabei um langsame Eigenbewegungen des Cytoplasmas in bestimmten Richtungen, welche auch zeitlich eine gewisse Regelmäfsigkeit aufweisen. Hierher gehört ferner das Pulsieren der Vakuolen der meisten Süfswasserprotozoen, sowie die inneren Vorgänge bei der Kernteilung und der Befruchtung.

Von der eben genannten Plasmaströmung, bei Infusorien auch Cyklose genannt, ist die sog. Brownsche Molekularbewegung wohl zu unterscheiden, eine Bewegung, die an allen, in einer Flüssigkeit suspendierten Partikelchen irgendwelcher Herkunft zu finden ist. Ihr Wesen besteht in zitternden oder tanzenden Bewegungen dieser Partikelchen, die daneben noch eine ganz unregelmäfsig fortschreitende Ortsveränderung häufig erkennen lassen. Diese Bewegung wird, ceteris paribus, um so lebhafter, je kleiner die betreffenden Partikelchen sind, und ist bedingt durch molekulare Flüssigkeitsströmungen, die unter dem Einflusse von Licht und Wärme zustande kommen (Exner [152], Quinke [153]). Bisweilen ist die Brownsche Molekularbewegung auch intrazellular sichtbar: so an den Fettröpfchen der lebenden Knorpelzellen, an Pigmentkörnchen in gewissen Epithelzellen, den sog. Speichelkörperchen und anderen Objekten.

Von den Bewegungen der zweiten Art findet man die sog. amoeboide Bewegung nicht nur bei den Rhizopoden (besonders schön bei den Amoeben, daher der Name), sondern auch an Zellen anderer Herkunft,

vor allem an den weifsen Blutkörperchen, von Kaltblütern sowohl als auch Warmblütern (Dutrochet[154], Waller[155], Recklinghausen[156]).

Man beobachtet dabei an beliebigen Stellen der Zelloberfläche die Bildung feiner, fadenförmiger Fortsätze (Pseudopodien) oder dickerer, knospenartiger Auswüchse (Lobi), die allmählich bis zur Dicke der Zelle anschwellen, während letztere sich gleichzeitig verschmälert und schliefslich in den ursprünglichen Fortsatz aufgeht. Neben der Formenänderung tritt dabei zumeist auch ein Ortswechsel ein, indem der ausgestreckte Fortsatz sich irgendwo anheftet und die Zelle nach sich zieht. Die Fortsätze können wieder eingezogen werden, auch können sie untereinander durch Anastomosen verschmelzen (s. Fig. 426). Treffen die Zellen bei ihrer Wanderung auf Partikelchen fremder Körper, so werden diese von den Pseudopodien umschlossen und gelangen durch die oben geschilderte Plasmaverschiebung schliefslich in den Zellleib, wo sie unter Umständen verdaut werden. Da dieser Vorgang, welchen man Phagocytose nennt, auch Bakterien gegenüber Platz greift, ist er für die Pathologie von grofser Bedeutung (Metschnikoff[157]).



Fig. 426. Verschiedene Formen amoeboid beweglicher Zellen (Leukocyten).
a Mit dünnen, fadenförmigen Fortsätzen. *b, d, f* Mit breiteren Fortsätzen. *g, h, k* Mit astförmigen Fortsätzen. *c, d* Mit ringförmig zusammengeflossenen Fortsätzen. *e, i* Mit langgestrecktem und gebogenem Körper. *l* Kugelförmige Zelle ohne Fortsätze.

Neben den bisher genannten Bewegungen, von Gurwitsch([158]) als apolare zusammengefafst, kommt ein Formenwechsel besonderer Art an bestimmten Zellen vor. Diese (die sog. Muskelfasern) haben stets eine langgestreckte Gestalt und eine eigenartige Struktur, vermöge welcher die Faser sich bei der Bewegung stets in der Richtung ihrer Längsachse verkürzt, während die Dicke der Faser gleichzeitig zunimmt (Kontraktion im engeren Sinne, polarer Formenwechsel; Gurwitsch).

Anschliefsend an die Bütschlische Lehre vom Wabenbau der Zelle wurde der Versuch gemacht, die verschiedenen Bewegungsarten auf physikalischem Wege, als hauptsächlich durch Oberflächenkräfte bedingt, zu erklären. Dieser Versuch knüpft an die Beobachtung Quinkes([159]) an, welcher zeigte, dafs Öltropfen in verdünnter Sodalösung unter fortwährender Bildung von Seife an der Berührungsfläche beider Flüssigkeiten durch die dabei entstehenden Strömungen und Änderungen in der Oberflächenspannung Bewegungen ausführen, welche mit denen einer Amoebe grofse Ähnlichkeit haben. Analoge Verhältnisse, ausgelöst durch lokale chemische Prozesse, sollen den Bewegungen des Protoplasmas zugrunde liegen (Quinke[160], Bütschli[161], Verworn[162], Rumbler[163], Jensen[164], Gurwitsch[165]), doch hat schon Koelliker([166]) dieser Erklärungsweise gegenüber betont, dafs man damit nicht für alle Fälle sein Auslangen finden könne.

Heidenhain ([167]) hat auf Grund seiner Untersuchungen an Leukocyten ein System von Fäden in der Zelle angenommen („organische Radien"), die von einem „Mikrozentrum" aus radiär gegen die Oberfläche der Zelle ausstrahlen und daselbst sich anheften. Die Anwesenheit des Zellkernes verhindert das Mikrozentrum, sich zentral zur Oberfläche einzustellen; dadurch geraten die als gleich lang gedachten Radien in ungleiche Spannung, womit die exzentrische Lage des Kernes sowie der Zellturgor begründet wird (Heidenhains Spannungsgesetz). Auch

zur Erklärung der amoeboiden Bewegung wurde diese Theorie herangezogen; dieser Versuch kann jedoch als gescheitert angesehen werden (Gurwitsch [168]). Die Flimmerbewegung, dem Wogen eines Ährenfeldes vergleichbar, ist an das Vorhandensein feiner, fadenförmiger Fortsätze (Flimmerhaare, Cilien) geknüpft, welche bei Infusorien am ganzen Körper, bei höheren Tieren an der freien Oberfläche gewisser Epithelzellen (Flimmerzellen) zu finden sind. Die Cilien, die stets doppeltbrechend sind, erscheinen auch unter der stärksten Vergröfserung homogen und glattrandig; ihre Befestigung in der Zelle finden sie durch die sog. Basalkörperchen, knötchen- oder hantelförmige Gebilde, welche an der Basis der Zellcuticula liegen bezw. diese ihrer ganzen Dicke nach durchsetzen. In manchen Fällen ist das Protoplasma in einer Zone unmittelbar unter den Basalkörperchen vollständig homogen („hypobasale Zone"; v. Lenhossek [169], Fuchs [170]). Anderseits hat man bei Wirbellosen in den Flimmerzellen Fasern gefunden, welche sich an die Basalkörperchen ansetzen und, allmählich zusammenlaufend, einen Pinsel bilden, dessen Spitze tief in das Innere der Zelle bis in die Nähe des Kernes reicht (Fibrillenkonus; Engelmann [171], gefunden am Flimmerepithel von Anodonta; s. Fig. 427). Die Geifselbewegung ist peitschenartig; solche Bewegungen führt der Schwanz der Spermien aus, der einen komplizierten Bau besitzt (s. Kapitel männliche Geschlechtsorgane).


Fig. 427. Flimmerzellen aus der Typhlosolis von Anodonta, von der schmalen Seite gesehen mit gut differenziertem Fibrillenkonus. (Aus Gurwitsch.)

Die geschilderten Bewegungen der Zellen können durch den Einfluſs gewisser, teils normal-physiologischer, teils künstlicher Reize beschleunigt, verlangsamt oder gänzlich sistiert werden. Zu diesen Reizen gehören:

1. Einwirkung verschiedener Temperaturen. Im allgemeinen wächst mit der Zunahme der Temperatur die Geschwindigkeit der spontanen Protoplasmabewegungen, um nach Erreichung einer gewissen oberen Grenze (40—50 ° C.) sehr rasch zu erlöschen; bei abnehmender Temperatur werden die Bewegungen langsamer und hören gewöhnlich bei 0 ° vollständig auf. Zellen, welche nur vorübergehend diesem Temperaturmaximum bezw. -minimum ausgesetzt waren, lassen sich durch Abkühlung bezw. Erwärmen wieder bewegungsfähig machen (Wärme- und Kältestarre; amoeboide Zellen nehmen dabei Kugelform an). Bei längerer Dauer extremer Temparaturen stirbt die Zelle ab, und zwar bei Einwirkung von Wärme unter Trübung und Schrumpfung des Cytoplasmas, während der Zelltod durch Kältewirkung in der Regel keine optischen Veränderungen setzt.

2. Elektrische Reize. Ihre Wirkung richtet sich nach der Stromstärke sowie der Veränderung derselben und beruht vielleicht auf der Entwicklung freier Ionen.

Nach den Untersuchungen Engelmanns ([172]) ist die Schliefsung eines konstanten Stromes stets ein stärkerer Reiz als die Öffnung desselben. Die Folgen derartiger Reize geben sich teils durch eine Modifikation vorhandener Bewegungen zu erkennen, wie bei den Flimmerzellen (Beschleunigung oder Hemmung der Flimmerbewegung), teils treten Formveränderungen an den Zellen auf; so wurden z. B. farblose Blutkörperchen des Frosches kuglig (Golubew [173]), die sternförmigen Zellen der Hornhaut nehmen Spindelform an (Kühne [174]), bei embryonalen Gefäfsen treten Zusammenziehungen und Wiedererweiterungen auf (Stricker [175]) usw. Bei Einwirkung mäfsig starker Reize läfst deren Wirkung nach einiger Zeit nach und die Zellen kehren dann zu ihrer früheren Form und zu ihren gewöhnlichen Bewegungen wieder zurück; sehr starke Reize dagegen können die Zellen töten, wobei sie trüb wird, zusammenschrumpft oder auch platzt (letzteres z. B. bei den Speichelkörperchen, Brücke [176]).

3. Mechanische Reize. Ähnliche Erscheinungen, wie die soeben erwähnten elektrischen Reize, rufen alle mechanischen Eingriffe (Druck, Zerrung, Zerreifsung) hervor. So beobachtete Kühne ([177]) nach mechanischer Reizung der Froschcornea einen Übergang der sternförmigen Hornhautzellen zur Spindelform; Stricker ([178]) fand, dafs farblose Blutkörperchen, die vom Deckglase gedrückt wurden, weil ein Teil der Flüssigkeit abgesaugt war, lebhaft ihre Form veränderten; diese Erscheinung hörte auf, sobald das Deckgläschen durch einen Tropfen Zusatzflüssigkeit wieder gehoben wurde.

4. Lichtreize. Obwohl die meisten Zellen gegen Lichtreiz unempfindlich zu sein scheinen und nur indirekt unter nervösem Einflufs darauf reagieren, gibt es doch auf der anderen Seite Fälle, wo das Licht als zellulärer Reiz wirkt. So zieht sich z. B. Pelomyxa palustris (eine Süfswasseramoebe) nach Engelmann ([179]) auf plötzliche Belichtung prompt auf Kugelform zusammen.

5. Chemische Reize. Hier sind vor allem die Alkalien und Salze in nicht zu starker Konzentration zu nennen, von denen erstere noch imstande sind, die eben erlöschende Bewegung von Flimmerzellen und Samenfäden wieder aufs neue anzufachen. Säuren wirken dagegen, von wenige Ausnahmen wie CO_2, Apfelsäure usw. abgesehen, schon in verdünntem Zustande als Gifte und töten die Zelle unter Trübung und Schrumpfung des Cytoplasmas, während Alkalien in tödlicher Konzentration die Zelle zuerst zum Quellen und dann zum Zerfliefsen oder Zerplatzen bringen.

Neben den Säuren sind als „spezifische Protoplasmagifte“ noch das Chinin (Binz [180]) und vor allem die Schwermetalle und ihre Salze anzuführen. So hebt kolloidales Kupfer noch in einer Verdünnung von 1 : 20 000 000 die Bewegung in Spirogyrazellen auf. Auch durch Gase kann die Zellbewegung sistiert werden, wie durch einen geringen Äther- oder Chloroformgehalt der Luft, ferner O-Mangel (Kühne [181]).

6. Auch die Veränderung des Wassergehaltes beeinflufst die Zellbewegung, und zwar durch Änderung des osmotischen Druckes; es gibt, ähnlich wie bei der Temperatur, ein Maximum und ein Minimum des Gehaltes an Imbibitionswasser, bei dem die Spontanbewegungen aufhören. Je mehr sich der Wassergehalt dem Maximum nähert, desto mehr nähert sich die (amoeboide) Zelle der Kugelform, desto langsamer und seltener finden Bewegungen statt — Wasserstarre. Ersetzt man die umgebende Flüssigkeit durch ½—1 %ige Kochsalzlösung, so nimmt die Zelle ihre frühere Tätigkeit wieder auf. Bei länger anhaltender Behandlung mit destilliertem Wasser sterben jedoch die Zellen ab; sie bersten dann entweder und zerfliefsen oder behalten auch infolge eintretender Gerinnungen

ihre Form (Max Schultze [182]). Wird anderseits der Zelle ihr Wassergehalt entzogen, sei es durch Zusatz wasserentziehender, indifferenter Substanzen, wie Zucker- oder Kochsalzlösung, sei es durch Verdunsten, so tritt ebenfalls Bewegungslosigkeit — Trockenstarre — ein, welcher Zustand namentlich von manchen Protozoen überraschend lange — selbst Jahre — ertragen wird.

Frei bewegliche Zellen zeigen Reizen gegenüber eine bemerkenswerte Erscheinung: sie wandern ihnen entgegen oder suchen ihnen zu entfliehen, ein Verhalten, das als positive bezw. negative Taxis (Thermo-, Galvano-, Thigmo-, Chemo-, Phototaxis usw., je nach der Art des Reizes) bezeichnet wird und in den meisten Fällen sich als nützlich und zweckentsprechend für die Zelle erweist (Pfeffer [183]).

Polarität der Zelle. Fixe Zellen, die als sogenannte Epithelzellen einseitig einer ernährenden Unterlage aufsitzen, mit der gegenüberliegenden freien Zellseite hingegen vielfältigen Einflüssen preisgegeben sind, lassen infolge Anpassung eine morphologische Verschiedenheit der basalen und der freien Zellseite erkennen, die Hatschek ([184]) und C. Rabl ([185]) Polarität genannt haben. Am freien, animalen Zellpole findet man Flimmer- und Sinneshaare, Cuticularsäume usw., während die Zelle am basalen, vegetativen Pole gewöhnlich Fortsätze besitzt. Die Polarität bleibt auch erhalten, wenn die Zelle ihre Beziehungen zur Oberfläche verliert; so bevorzugt z. B. im geschichteten Epithele das eventuell vorkommende Pigment den animalen Zellpol. Da alle Gewebe sich von Epithelien herleiten, so sind auch in allen Gewebszellen Zeichen von Polarität zu finden (C. Rabl [186]).

Stoffwechsel. Eine andere Lebenserscheinung der Zellen ist der Stoffwechsel. A priori mufs angenommen werden, dafs die Tätigkeit aller Zellen mit Stoffverbrauch verknüpft ist, jede Zelle somit Nahrung aufnehmen mufs. Indes läfst sich dieser Vorgang nur in seltenen Fällen direkt unter dem Mikroskop erkennen, da es, wenn man von der gelegentlichen Aufnahme fester Partikelchen durch sogenannte Phagocyten absieht, nur flüssige oder gasförmige Stoffe sind, welche hiebei in die Zelle gelangen. Viel besser als die Aufnahme läfst sich das fernere Schicksal der resorbierten Substanzen verfolgen, welche nur zum Teil der Verbrennung zugeführt, gelegentlich aber auch, wie Fett und Glykogen, als Nahrungsvorrat in der Zelle aufgespeichert werden; ein anderer Teil wird assimiliert, d. h. in lebende Materie umgewandelt, und endlich findet man in der Zelle als Produkte ihrer metabolischen Tätigkeit feste und flüssige Substanzen, die zumeist als Sekrete und Exkrete aus der Zelle ausgeschieden werden. Erstere haben im Organismus noch chemische Arbeit zu verrichten, letztere sind Abbauprodukte, welche als für den Organismus wertlos oder sogar schädlich, aus ihm entfernt werden. Bei der Nahrungsaufnahme verhält sich die lebende Zelle und zwar nur diese elektiv, d. h. sie vermag bestimmte Stoffe selbst aus verdünnten Lösungen zu bedeutenden Konzentrationen aufzuspeichern. Nach Overton ([187]) läfst dieses Verhalten auf die Anwesenheit von „lipoiden" Stoffen (Cholestearin, Lecithin und Protagon) in der Plasmahaut (siehe Cytoplasma, S. 572) schliefsen; indem die zu resorbierenden Substanzen von den Lipoiden in eine starre Lösung gebracht werden, ist die Möglichkeit einer Aufspeicherung derselben gegeben. Die stofflichen Umsätze in der Zelle

scheinen nur bei Anwesenheit des Kernes in normaler Weise vor sich zu gehen (Beobachtungen von Hofer (188), Verworn (189), unter anderem an kernlosen Teilstücken von Protozoen); von den Oxydationsvorgängen ist nachgewiesen, dafs sie in Kernnähe am lebhaftesten sind (mikrochemischer Nachweis erbracht von Lillie (190).

Die dankbarsten Objekte für das Studium der Stoffwechselerscheinungen sind die Drüsenzellen, jene Zellen, welche mit der Bildung der Se- und Exkrete betraut sind. Als Vorstufen dieser Stoffe treten im Cytoplasma der Drüsenzellen Granula oder Tröpfchen (Vakuolen) auf, die sich vergröfsern, sich verflüssigen und schliefslich aus der Zelle austreten, häufig unter vorausgehender Verschmelzung zu einem grofsen Sekrettropfen. Oft gesellen sich dazu noch andere sichtbare Erscheinungen, wie das Auftreten der sogenannten Basalfilamente (Solger 191), stark färbbare (basophile) Fäden, welche an der „Basis" der Zelle, d. h. dem freien Zellende gegenüber in der Nähe des Kernes auftreten, um mit fortschreitender Sekretbildung wieder zu verschwinden; ferner die Bildung sogenannter binnenzelliger Sekretkapillaren, Strafsen, die sich das Sekret im Cytoplasma bahnt, um zur Oberfläche zu gelangen; weiter Veränderungen am Kerne (Volumen, Färbbarkeit, amitotischen Teilungen), endlich ein fortschreitender Zerfall des ganzen Zelleibes bei gewissen Drüsenzellen (zum Beispiel denen der Talgdrüsen), von Ranvier schon vor langem holocrine genannt im Gegensatze zu den merocrinen, bei welchen die Zelle als solche erhalten bleibt usw. (Näheres darüber s. in dem Kapitel „Drüsen".)

Hier ist auch der Platz, das Vorkommen von Kanälen im Innern verschiedenen Zellen zu erwähnen, von denen Beziehungen zum Stoffwechsel teils nur vermutet werden, teils höchst wahrscheinlich sind. Zur ersteren Gruppe gehört der von Golgi (192) mit Hilfe der Chromsilbermethode an Ganglienzellen entdeckte Apparato reticulare interno (s. Fig. 428), ein feines Netzwerk (von Kanälen), welches den Kern umgibt und auch in Knorpel- und Drüsenzellen (Pankreas, Parotis, Thyreoidea, Nebenhoden) gefunden wurde.

Etwas Ähnliches ist das von Ballowitz (193) entdeckte und wegen der mutmafslich engen Beziehung zum Zentralkörper Centrophormium genannte Netzwerk im Epithel der Membr. Descemeti.

Zur anderen Gruppe gehört ein Kanälchennetz, dessen Vorkommen in den Ganglienzellen des Kaninchens Holmgren (194) beschrieb, eine Angabe, die für andere Tierarten noch im selben Jahre durch Studnicka (195) bestätigt wurde. Während jedoch Studnicka dieses Netz als durch Konfluenz von Vakuolen entstanden ansah, handelt es sich, nach späteren Untersuchungen Holmgrens (196) dabei um pseudopodienartige Fortsätze multipolarer Zellen, welche in den Zelleib der Ganglienzellen hineinreichen. Sie bilden darin ein variables Netzwerk („Spongioplasma, Trophospongium") (s. Fig. 429), in dem durch teilweise Verflüssigung Kanäle entstehen, die bis in die multipolaren Zellen reichen können. Auch andere Zellen (Drüsenzellen, Riesenzellen des Knochenmarkes, Deciduazellen, Ovocyten) sollen ein solches Spongioplasma besitzen (Holmgren (197), Retzius (198).

Holmgren (199) ist der Meinung, dafs der Golgische Apparato reticolare interno mit seinen Saftkanälchen identisch ist, und dafs es sich bei allen derartigen Kanälchenbildungen um Zellen handelt, deren hohe physio-



logische Dignität dergestalt auch morphologisch zum Ausdruck kommt. Obwohl die Holmgrenschen Angaben im Hinblick auf das unbezweifelbare Vorkommen echter Blutkapillaren in Ganglienzellen von Fischen (Fritsch [200], Studnicka [201]) viel von ihrem befremdlichen Charakter verlieren, so ist doch das gesamte vorliegende Material gegenwärtig noch nicht genügend kritisch gesichtet und scheint ein teilweises Zusammenfallen der Holmgrenschen Saftkanälchen mit binnenzelligen Sekretkapillaren nicht ganz ausgeschlossen zu sein.



Fig. 428. Apparato reticulare interno (Apparato endozellolare).
(Nach Retzius aus Gurwitsch.)

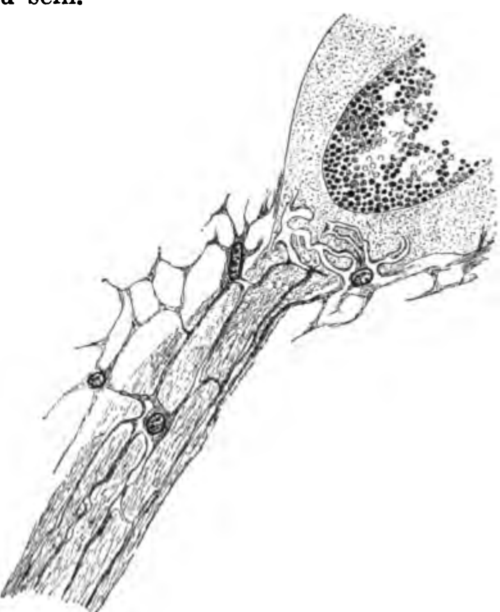


Fig. 429. Ganglienzelle von Helix pomatia mit intrazellulären Kanälen des Trophospongiums. (Nach Holmgren aus Gurwitsch.)

Fortpflanzung. Eine dritte Eigenschaft, durch welche sich die Zellen als lebende Organismen charakterisieren, ist die Fähigkeit, ihresgleichen hervorzubringen.

Nach der von Schleiden ([202]) und Schwann ([203]) aufgestellten Theorie sollte die Vermehrung der Zellen in der Weise erfolgen, dafs sich aus einer formlosen Masse, dem Cytoblastem, zuerst der Kern und um diesen herum der von einer Membran umgebene Protoplasmamantel bilden sollte. Da diese „Blastemtheorie" oder „freie Zellbildung" jedoch durch keine einzige positive Beobachtung gestützt wurde, so gewann eine namentlich von Remak ([203]) und Virchow ([204]) verteidigte Ansicht immer mehr Geltung, dafs die Zellvermehrung nur so stattfinde, dafs neue Zellen immer nur aus vorhandenen und zwar durch Teilung der letzteren hervorgehen. Der Ausspruch Virchows: omnis cellula ex cellula ([206]) und seine Flemmingsche Variante: omnis nucleus ex nucleo ([207]) sind seither durch die Erfahrung nicht widerlegt worden, wiewohl die Möglichkeit einer generatio aequivoca zugegeben werden mufs und für die erste Zellbildung sogar ein notwendiges Postulat bildet.

Die Zellbildung erfolgt auf zweifache Weise: durch Teilung oder durch Knospung. Bei der ersten Art zerfällt die Zelle durch Einschnürung in zwei gleiche Hälften, Tochterzellen, welche an Stelle der Mutterzelle weiterleben. Eine Unterart der Zellteilung, die sogenannte endogene Zellteilung, ist dadurch gegeben, daſs die Tochterzellen eine Zeitlang eine gemeinsame, noch von der Mutterzelle stammende Hülle besitzen (Knorpelzellen und viele Pflanzenzellen). Von Knospung oder Sprossung spricht man dann, wenn die Teilungsstücke sehr ungleich sind (wie es z. B. bei der Bildung der sogenannten Richtungskörperchen der Eizelle der Fall ist); dabei kann eine Mutterzelle gleichzeitig eine gröſsere Anzahl von Knospen tragen. Übrigens kommt auch dadurch eine Vielzahl von Tochterzellen zustande, daſs eine vielkernige Zelle auf einmal in viele, den einzelnen Kernen entsprechende Abschnitte zerfällt, ein Teilungsmodus, der nur bei niederen Tierarten zu finden ist. Der Teilung der Zelle selbst geht eine Teilung ihres Kernes voraus; folgt dieser keine Zellteilung nach, was nicht zu selten vorkommt, so wird die Zelle zwei- selbst vielkernig. (Letzteres ist z. B. der Fall bei bestimmten Riesenzellen des Knochenmarkes, den sogenannten Ostoklasten).

Auch die Art und Weise, in der die Kernteilung vor sich geht, läſst sich auf zwei Typen zurückführen; der eine stellt eine einfache Zerschnürung des Kernes dar, welcher dabei weiter keine inneren Veränderungen zeigt, — direkte Kernteilung; bei dem anderen, bei Wirbeltieren weitaus häufigeren treten eigentümliche Umwandlungen im Kerne unter Bildung regelmäſsiger Fadenfiguren auf, die sich in bestimmter Weise umlagern — indirekte Kernteilung. Die direkte Kernteilung wurde vor der Entdeckung der indirekten (durch Schneider [208]) als der allein gültige Teilungsmodus angesehen, während die Forschungen der Folgezeit ergaben, daſs ihr Vorkommen auf nur wenige Zellarten beschränkt ist.

Der gewöhnliche Hergang bei der direkten Kernteilung (Fragmentierung van Beneden [209], Amitose Flemming [210], Division acinétique Carnoy [211]) ist der, daſs der Kern zunächst hantelförmig ausgezogen wird, worauf durch Verdünnung der Zwischenbrücke die Tochterkerne sich allmählich abrunden, aber noch lange durch einen dünnen Faden untereinander verbunden bleiben. Das Kernkörperchen verhält sich dabei verschieden; es kann sich gleich dem Kerne in zwei Hälften — für jeden Tochterkern eine — zerschnüren oder geht ungeteilt auf einen von ihnen über. Bei der amitotischen Kernteilung bleibt häufig eine nachfolgende Teilung des Zelleibes aus, wofür mehrkernige weiſse Blutkörperchen ein bekanntes Beispiel sind.

Die Frage nach Beteiligung des Zentralkörpers bei der Amitose ist noch nicht in befriedigender Weise gelöst. Während Flemming ([212]) bei amitotisch sich teilenden weiſsen Blutkörperchen des Salamanders nur eine Sphäre fand, sah Heidenhain ([213]) in seltenen Fällen deren zwei, welche durch eine Spindel verbunden waren. Einen eigentümlichen Befund beschrieb Meves ([214]) an Spermatogonien des Salamanders, deren Kerne sich vielfach amitotisch teilen. Dabei wandelt sich die Sphäre in ein Band um, das den Kern reifartig umgibt und ihn allmählich durchschnürt. In Rücksicht auf diesen Befund läſst sich eine Einwirkung der Sphären wenigstens für manche Fälle nicht von der Hand weisen, während eine ausgebreitete Strahlenbildung um die Zentralkörper stets zu fehlen scheint.

Dagegen wurden in einigen Fällen (Klemencievicz [215], Nemiloff [216]) achromatische Verbindungsbrücken zwischen den beiden Tochterkernen gefunden, ein Verhalten, das die Aufstellung einer Übergangsform zur indirekten Zellteilung rechtfertigt. Auf die Ansichten über die Bedeutung der Amitose waren die Forschungen der letzten Jahre nicht ohne Einfluſs. Während Flemming ([217]) 1891 noch geneigt war, in ihr ein Zeichen von Entartung zu sehen und nach Ziegler ([218]) auf eine amitotische Teilung nur noch eine beschränkte Anzahl weiterer Teilungen, nach v. Rath ([219]) sogar der baldige Untergang folgen sollte, haben Experimente von Pfeffer ([220]), Nathanson ([221]) und Gurwitsch ([222]) den bestimmten Nachweis geliefert, daſs Zellen, welche sich unter gewissen, künstlich gesetzten Bedingungen amitotisch teilen, später wieder zur indirekten Kernteilung zurückkehren können. Neben dem Übergange von einem Teilungsmodus zum andern (einen Übergang von indirekter Kernteilung zur direkten durch Kältewirkung hat Gerassimoff([223]) an Spirogyrafäden schon 1892 nachgewiesen) gibt es aber auch Übergangsformen, wie die oben angeführte, und andere, namentlich bei Protozoen vorkommende, die kaum ohne Zwang in das Schema des einen oder anderen Typus sich fügen lassen.

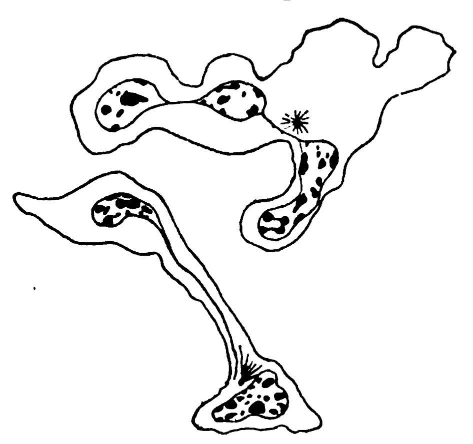


Fig. 430. Zwei Leukocyten des Salamanders mit amitotisch sich teilenden Kernen. (Nach Flemming aus Gurwitsch.)

Die indirekte Kernteilung (mitotische Kernteilung oder Mitose Flemming [224]; Division, van Beneden [225]; Karyokinese Schleicher [226]; Division cinétique Carnoy [227]) gestaltet sich viel komplizierter. Dabei tritt an Stelle des Kernes eine aus Fäden zusammengesetzte Figur, Kernteilungsfigur, Kernfigur, die aus zwei, nach ihrer Färbbarkeit verschiedenen Anteilen besteht. Der eine Teil, die achromatische Kernfigur, wird von einer Anzahl unfärbbarer Fäden gebildet, welche eine Spindel oder ein mehr zylindrisches Bündel formen, an deren beiden im Cytoplasma gelegenen Enden, den zukünftigen Zellpolen entsprechend, sich je ein Zentralkörper mit seiner Sphäre vorfindet.

Der andere färbbare Anteil, die chromatische Kernfigur, enthält — ebenfalls in Fadenform — die ganze färbbare Substanz des Kernes und bildet zuerst einen Knäuel, der später in eine Anzahl hufeisenförmiger Fadenstücke („Schleifen", Chromosomen Waldeyer [228]) zerfällt, welche sich um die achromatische Figur in bestimmter Weise anordnen, um schlieſslich in zwei gleiche Gruppen geteilt, gegen die beiden Pole zu gleiten, woselbst sie wieder in Knäuel und schlieſslich in das Gerüst ruhender Kerne sich umwandeln.

Der wichtigste Punkt der indirekten Kernteilung ist die von Flemming ([229]) entdeckte Tatsache, daſs jede einzelne Schleife sich ihrer ganzen Länge nach in zwei Hälften, „Tochterschleifen" spaltet, welche sich voneinander trennen, um in je einen der beiden sich bildenden Tochterkerne

zu gelangen. Dieses Verhalten bezweckt eine gleichmäfsige Verteilung der chromatischen Substanz des Mutterkernes auf beide Tochterkerne (Roux [230]).

Die indirekte Kernteilung wurde bald nach ihrer Entdeckung durch eine Reihe ausgezeichneter Forscher, vor allem von Flemming, Bütschli, Hertwig, Balbiani, Fol u. a. studiert und schien, als Flemming (1882) das Ergebnis dieser Studien in seinem bekannten Buche(231) zusammenfafste, schon bis ins Detail klargelegt zu sein. Mit der Entdeckung der Zentralkörper ergab sich jedoch wieder eine Fülle neuer Probleme, die gröfstenteils auch heute noch die Cytologen beschäftigen.

Der ganze Teilungsprozefs, dessen Dauer bei Kaltblütern im Mittel 3 Stunden beträgt (2—5 Stunden Flemming [232]; für Warmblüter nimmt Flemming eine kürzere Dauer, etwa eine halbe Stunde an), läfst eine regelmäfsige, zeitliche Aufeinanderfolge der Erscheinungen erkennen und wird gewöhnlich nach Strasburgers Vorschlage ([233]) in 3 Zeiträume: Prophase, Metaphase und Anaphase eingeteilt (s. Fig. 431 bis Fig. 434).

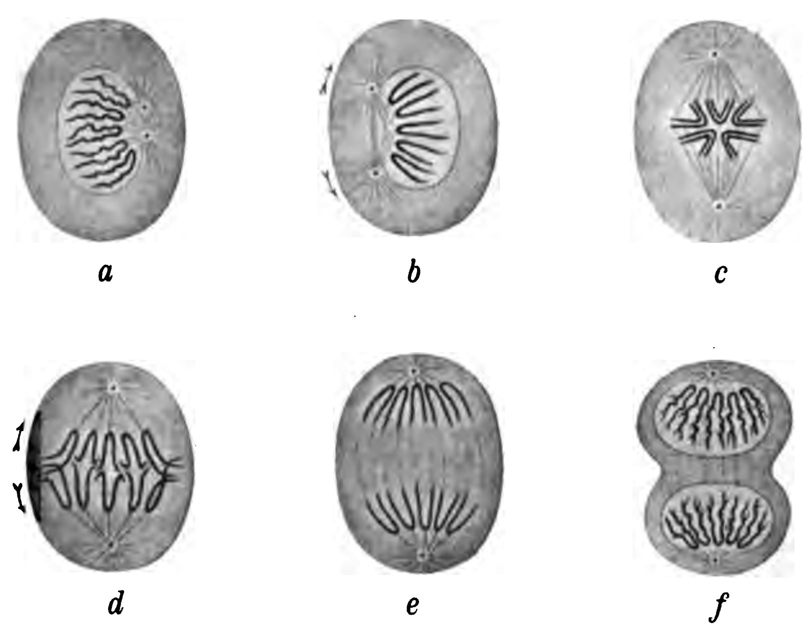
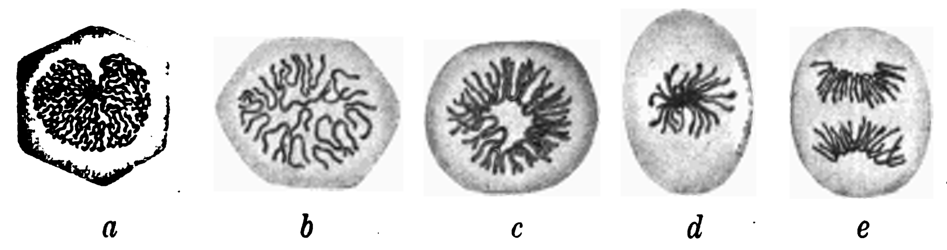


Fig. 431. Schema der indirekten Kernteilung.
a Dichter Knäuel; die beiden Zentralkörper noch nahe aneinanderliegend. *b* Lockerer Knäuel; die beiden Zentralkörper auseinander gerückt, zwischen ihnen die Zentralspindel. *c* Muttersternform mit deutlichen Tochtersegmenten. *d* Metakinese. *e* Tochtersternform. *f* Übergang zum ruhenden Kern, Teilung des Zelleibes.

Prophase. Zellen, deren Kern zur Teilung sich anschickt, lassen zunächst eine Neigung, sich abzurunden, erkennen, was von einer Zunahme des Zellturgors durch vermehrte Flüssigkeitsaufnahme abhängt und besonders an sternförmigen und zylindrischen Zellen deutlich wird. Der gesteigerte Stoffwechsel kommt im weiteren Verlaufe des Prozesses auch dadurch zum Ausdruck, dafs das Cytoplasma stärker lichtbrechend wird und sich später in 2 Schichten sondert: in eine Aufsenschicht, deren Brechungsindex noch zunimmt und durch Osmiumsäure sich dunkel färbt, und in eine helle, fast flüssige Innenschicht, welche einen hellen Hof um die sich entwickelnde Kernfigur bildet (s. Fig. 433). Die Veränderungen

am Kerne werden durch eine Vermehrung seines Chromatingehaltes, kenntlich an seiner stärkeren Färbbarkeit, eingeleitet, während gleichzeitig der Zentralkörper sich dem Kerne nähert und, wenn noch einfach, sich verdoppelt. Die Sphäre um die Zentralkörper (Astrosphäre, Strasburger[234]) läfst jetzt deutlich feine, radiäre Strahlen erkennen, die sich von hier aus gegen die Zellperipherie hin ausbreiten (Aster, Fol[235]), während die beiden Zentralkörper nunmehr auseinanderrücken. Sie beschreiben



a *b* *c* *d* *e*

Fig. 432. Verschiedene Kernteilungsbilder vom Mundhöhlenepithel des Triton. *a* Dichter Knäuel, von der Seite gesehen, mit deutlicher Polseite. *b* Lockerer Knäuel, von der Polseite aus gesehen *c* Mutterstern, von einem Pole aus gesehen. *d* Mutterstern, von der Seite gesehen. *e* Tochtersterne.

um den Kern je einen Viertelkreis, so dafs sie schliefslich an entgegengesetzten Polen des Kernes anlangen. Von den auseinanderrückenden Zentralkörpern bekommt jeder eine eigene Astrosphäre; zwischen ihnen spannen sich Fäden aus, welche mit wachsender Entfernung der Zentralkörper immer länger werden und in ihrer Gesamtheit die Zentralspindel (Hermann[236]) bilden. Die Zentralspindel senkt sich während der Wanderung der Zentralkörper unter gleichzeitigem Schwunde der



Fig. 433. Lebende Zelle vom Kiemenblatte des Salamanders. Die Einschnürung des Zelleibes bedingt auch in der hellen Innenschicht des Cytoplasmas eine Einschnürung. (Nach Flemming.)

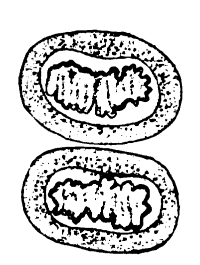


Fig. 434. Eben abgeschnürte Tochterzellen, die Kerne noch im Knäuelstadium. (Nach Flemming.)

Kernmembran allmählich in das Innere des Kernes ein und zieht schliefslich, wenn die Zentralkörper ihr Ziel erreicht haben, durch dessen Zentrum, der karyokinetischen Figur als Achse dienend. Mittlerweile sind im Kerne eingreifende Veränderungen eingetreten. Sein färbbares Gerüst geht dadurch, dafs die Anastomosen verschwinden, die Netzknoten sowie die Dickenunterschiede der Fäden sich ausgleichen, in einen Fadenknäuel

über, welcher, scheinbar aus einem einzigen, gleichmäfsig dicken Faden bestehend, mit seinen Windungen sich hauptsächlich an die peripheren Partien des Kernes hält (Knäuelstadium, Spirem, Flemming[237]; s. Fig. 432 *a* u. *b*). Mit der Bildung des Knäuels verschwinden nach und nach die Nukleolen, dagegen läfst sich das Vorhandensein der Kernmembran in diesem Stadium noch mit Leichtigkeit nachweisen. Der Faden des Knäuels wird später dicker und kürzer, seine Windungen sind dann weniger zahlreich: das Stadium des dichten Knäuels (Fig. 432 *a*) ist in das des lockeren Knäuels (Fig. 432 *b*) übergegangen. Gleichzeitig damit wird ein Zerfall des Fadens in eine Anzahl ungefähr gleich langer Teilstücke (Chromosomen) sichtbar, deren Zahl für jede Tierart konstant ist (Boveri[238]); zu dieser Zeit wird auch die Kernmembran undeutlich und verschwindet. Die Teilfäden haben anfangs noch einen geschlängelten Verlauf, strecken sich jedoch später zu U-förmigen Stücken mit starker Scheitelkrümmung und nur wenig divergenten Schenkeln (Schleifen). Bisher lagen die beiden Zentralkörper noch nebeneinander im sog. Polfelde (Rabl[239]), einer Gegend im Cytoplasma, nach welcher die Scheitel sämtlicher Schleifen gerichtet sind; während die Zentralkörper nun nach entgegengesetzten Polen wandern, macht sich eine gewisse Umordnung auch an den Schleifen geltend; sie drehen sich mit ihren Scheiteln gegen das Zentrum des Kernes und rücken nach und nach in eine Ebene ein, die sich von beiden Polen gleich weit entfernt hält und zur Zentralspindel senkrecht steht (Äquatorialebene, Fig. 432 *c* u. *d*). Sind die Zentralkörper an den Polen angelangt, so bietet die Kernfigur von der Polseite gesehen das Bild eines zierlichen Sternes, dessen helle Mitte vom optischen Durchschnitte der Zentralspindel und dessen Strahlen durch die Schenkel der Schleifen gebildet werden (Stadium des Muttersternes, Flemming[240], Monaster, Klein[241]; Fig. 431 *c*). In der Seitenansicht sieht man von beiden Zentralkörpern aus feine, achromatische Fasern (Mantelfasern, Zugfasern; s. Fig. 431 *c*) zu den Schleifen ziehen, welche sich daselbst, vom Scheitel angefangen, bis zu den freien Schenkelenden anheften und so einen Doppelkegel bilden, der die Zentralspindel vollständig verdeckt. Man nimmt an, dafs diese Fasern wenigstens zum Teil vom Linin des Kernes abstammen.

Metaphase. Meist schon im Stadium des lockeren Knäuels, manchmal aber erst später, macht sich auch eine Teilung der einzelnen Fadenstücke ihrer ganzen Länge nach in zwei, anfangs noch innig verbundene und parallele Hälften bemerkbar. Auf alle Fälle aber wird die Verdoppelung der Teilstücke dadurch deutlicher, dafs nach Bildung des Muttersternes die beiden Hälften jeder Schleife, die Tochterschleifen, sich voneinander zu entfernen suchen. Dabei dreht sich jede Tochterschleife so, dafs ihr Scheitel sich dem näher gelegenen Pole zuwendet und ihre Schenkel zur Äquatorialebene mehr oder weniger senkrecht stehen. Ist diese Umordnung der Tochtersegmente (Metakinesis, Flemming[242]; Fig. 431 *d*) durchgeführt, so beginnt

die Anaphase, und zwar zunächst das sog. Tochtersternstadium derselben (Flemming[243], Dyasterstadium, Klein[244]). Die beiden Gruppen von Tochterschleifen gleiten mit den Scheiteln voran, jede ihrem Pole zu und machen erst in dessen unmittelbarer Nähe Halt. Zwischen den sich voneinander entfernenden Tochterschleifen spinnen

sich Fäden aus, welche von den freien Schenkelenden der Chromosomen ausgehen, später aber den Zusammenhang mit diesen verlieren und allmählich wieder verschwinden. Sie führen den Namen Verbindungsfasern (Hermann[245]) und sind nicht an jedem Objekte gleich deutlich zu sehen (Fig. 431 *e*). Die Chromosomen der Tochtersterne werden kürzer und dicker, allmählich geht durch ein lockeres und später dichtes Knäuelstadium (Tochterknäuel, Dispirem; Flemming[246]) hindurch das Gerüst der Tochterkerne aus ihnen hervor, in welchem nun auch wieder Nukleolen zum Vorschein kommen. Die Membran der Tochterkerne wird schon im Knäuelstadium sichtbar, und zwar zunächst als ein gegen den Pol noch offenes, schalenartiges Gebilde, das erst später sich zur vollständigen Hülle schliefst (Fig. 431 *f*). Die Reihenfolge der Erscheinungen ist mithin die folgende:

Ruhender Kern

1. Prophase: { Knäuelform
   Muttersternform
2. Metaphase: Umordnung der Schleifen
3. Anaphase: { Tochtersternform — Tochtersternform
   Knäuelform — Knäuelform
   Ruhender Kern — Ruhender Kern

Teilung des Zelleibes. Noch während der Anaphase beginnt auch die Teilung des Zelleibes in Form einer zwischen beiden Tochterkernen auftretenden ringförmigen Furche, die schliesslich in der Äquatorialebene des früheren Mutterkernes die Zelle in 2 Tochterzellen durchschnürt, ehe noch deren Kerne das Aussehen der Ruhe wiedergewonnen haben (s. Fig. 431 *f* und 433).

Telophasen. Mit der Bildung der Tochterkerne sind die Vorgänge der Karyokinese noch nicht völlig abgeschlossen. Noch müssen sich Reste der Spindel und der Verbindungsfasern zurückbilden, ebenso die Cytoplasmastrahlung, während der Zentralkörper um den Kern herum an jenen Ort wandert, an dem er in der ruhenden Zelle zu finden ist; auch der Kern selbst wechselt in manchen Fällen seine Lage. Für diese Vorgänge hat sich durch Heidenhain ([247]) der Ausdruck Telophasen und für die damit verbundenen Bewegungen der Namen Telokinesen eingebürgert.

In manchen Fällen lagert sich der Zentralkörper mit seiner Sphäre so dicht an den Kern an, dafs die Kernmembran an dieser Stelle eine tiefe Einbuchtung zeigt (von Flemming [248] an Leukocyten gefunden). Selbst ein Durchwandern der Sphäre mitten durch den Kern hindurch hat man beobachtet (Meves [249], Ballowitz [250]); durch das weite Loch, welches zurückbleibt, erhält der Kern die Form eines Ringes (Ring- oder Lochkerne, zuerst von Arnold [251] gesehen). Die Strahlenbildung um die Zentralkörper herum (Polsonne der älteren Autoren) ist am stärksten ausgeprägt an cytoplasmareichen Zellen wie den Eizellen; etwa vorhandene Zelleinschlüsse, wie Fettröpfchen, Pigmentkörnchen usw. ordnen sich dabei in radiär gestellte Reihen, wobei in wenig pigmentierten Zellen sich das ganze Pigment in der Umgebung der beiden Zentralkörper anhäuft. Auch die Ausbildung der achromatischen Spindel ist nicht überall die gleiche; man kennt Karyokinesen, bei denen keine Mantelfasern nach-

weisbar sind (z.B. beim Askarisei Erlanger [252], Carnoy et Lebrun [253]), während bei anderen wiederum die Zentralspindel fehlen soll (Hodenzellen von Astacus, Boveri [254]). Ebenso können die Zentralkörper an den Spindelpolen vermißt werden (Copepoden, Haecker [255]), oder besondere Formen haben (z. B. stäbchenförmig sein wie bei den Pigmentzellen der Knochenfische, Zimmermann [256]); die Spindel selbst kann in mehrere Spitzen auslaufen oder statt ihr ein zylindrisches Faserbündel vorhanden sein (manche pflanzliche Mitosen) usw. Bei Pflanzen erfolgt (die Thallophyten ausgenommen) die Teilung des Zelleibes nicht durch Einschnürung, sondern unter Bildung einer sog. Zellplatte. In rudimentärer Form ist dieselbe auch bei manchen tierischen Zellen zu finden; es treten dabei in der Äquatorialebene an den Spindelfasern (nach Lustig und Galeotti [257] nur an den Verbindungsfasern) mit Eisenhaematoxylin färbbare Knötchen auf, welche zuweilen untereinander zu einer Platte (Spindelplatte Hoffmann [258]; Plaque fusoriale Carnoy [259]) verschmelzen, als deren Fortsetzung noch eine aus freien

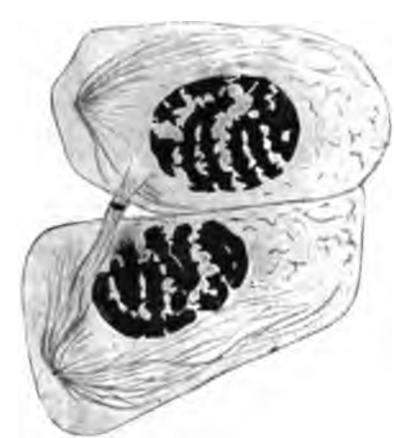


Fig. 435. Zwei Spermatocyten des Salamanders, noch durch Spindelreste verbunden, in denen ein Zwischenkörperchen liegt. (Nach Meves aus Gurwitsch.)



Fig. 436. Spermatocyten von Caloptenus Italicus, durch Zellkoppeln verbunden. (Aus Henneguy.)

Körnchen entstandene Platte auftreten kann (Plaque cytoplasmique Carnoy [260]; Cytoplasmaplatte Hoffmann [261]). Durch die Einschnürung des Zelleibes werden diese Platten halbiert und verschwinden, oder es bleibt ein Rest der Spindelplatte als ein walzenförmiges, auch kugliges Gebilde zwischen den Tochterzellen liegen (Flemmings [262] „Zwischenkörperchen“, zuerst gesehen von Prenant [263], siehe Fig. 435).

Spindelreste können sich ebenfalls durch längere Zeit erhalten in Form von Fasern, die vom Zwischenkörperchen aus gegen die Zellkerne divergieren. Sie kommen auch ohne Zwischenkörperchen vor und bilden bisweilen Brücken, welche von einer Tochterzelle zur anderen reichen und diese noch eine Zeitlang fest verbinden (Zellkoppeln, Zimmermann [265], zuerst gesehen von Platner [266]). Die Schnürfurche, welche sich bei der Teilung des Zelleibes bildet, ist immer einseitig stärker entwickelt; die beiden Tochterzellen hängen daher mit fortschreitender Abschnürung schief aneinander. Neben der Zellteilung durch Abschnürung (Cytodierese, Henneguy [266]) gibt es noch einen zweiten Teilungsmodus: in der Gegend der späteren Trennungsfläche bilden sich im Cytoplasma durch

Auflockerung seiner Struktur helle Strafsen, an deren Grenzen sich das Cytoplasma verdichtet und schliefslich trennende Scheidewände bildet (Diastembildung, His [267]). Für die Zellen des Salamanderhodens hat Flemming([268]) einen besonderen Teilungsmodus beschrieben und ihn als heterotypischen dem gewöhnlichen, homöotypischen gegenübergestellt. Die Längsspalte der chromatischen Segmente erfolgt bei der heterotypischen Teilung wie gewöhnlich schon im Knäuelstadium, ist aber unvollständig, so dafs die Schleifen, mit ihren Schenkelenden zusammenhängend, Ringe bilden, welche sich nach den Polen in die Länge strecken und in dieser Form um den Äquator gruppiert, längere Zeit verharren. Dadurch tritt an Stelle des Muttersternes eine charakteristische Tonnenform der Kernfigur (s. Fig. 437). Die Trennung der Tochterschleifen erfolgt spät, und an den Polen angekommen, verdoppeln sie sich nochmals durch Längsspaltung. Endlich ist noch zu erwähnen, dafs sich in gewissen Fällen die ganze Kernteilung bei erhaltener Kernmembran abspielen kann (manche Protozoen), ein Umstand, der natürlich sehr für die innere Zusammengehörigkeit der ganzen chromatischen Figur und des Kernes spricht; in anderen Fällen liegt der Zentralkörper zu Beginn der Teilung noch im Kerne (von Brauer [269] an Hodenzellen von Ascaris megalocephala, Var. univalens entdeckt).

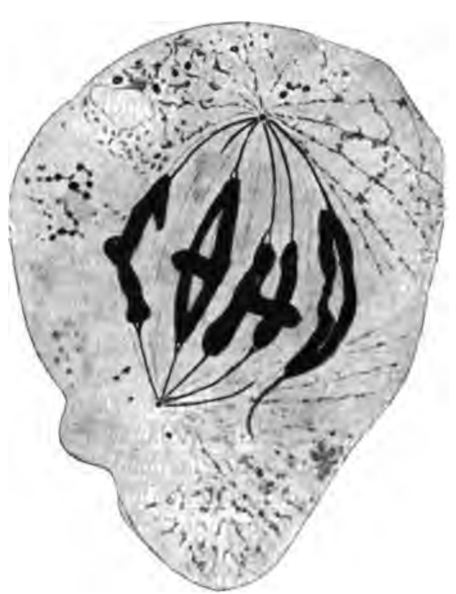


Fig. 437. Spermatocyt von Batrachoceps. Tonnenform des heterotypen Teilungsmodus (nur einige Chromosomen eingezeichnet). (Aus Gurwitsch.)

Theorien der Kern- und Zellteilung. Über das Wesen dieser Vorgänge ist immer noch ein tiefes Dunkel gebreitet, indem man weder über die Gründe dieser Erscheinungen noch über die bei ihnen wirkenden Kräfte zu befriedigenden Vorstellungen gelangt ist. Für die Eizelle ist durch die Befruchtung ein — übrigens ganz rätselvoller — Impuls zur Teilung gegeben, während eine allgemein gültige Ursache für die Zellteilung Spencer ([270]) im Wachstum der Zelle zu finden glaubte. Mit dem Wachstum der Zelle ändert sich nämlich das Verhältnis des (konsumierenden) Zellvolumens zur (aufnehmenden) Zelloberfläche zu ungunsten der letzteren. Daher müsse es ein Optimum der Zellgröfse geben; wird dieses überschritten, so sei die Zelle gezwungen, sich zu teilen. Diese Anschauung läfst sich auch auf das Verhältnis vom Kerne zum Zelleibe geltendmachen, schliefst aber sicher nicht alle Ursachen der Zell- und Kernteilung in sich ein. Die Theorien der Mitose gehen entweder von der Fadengerüst- oder von der Wabentheorie der Zelle aus.

Zu den ersteren gehört die Theorie C. Rabls ([271]), welche auf seine Anschauung vom Bau des ruhenden Kernes sich stützt. Nach ihr ziehen von den primären Chromatinfäden des Kernes achromatische Fäden zum

Polfelde, bezw. zu dem im Polfelde liegenden Zentralkörper. Bei der Kernteilung verschwinden zunächst die sekundären und tertiären Chromatinfäden und durch Verdoppelung des Zentralkörpers kommt es zur Verdoppelung der zum Zentralkörper führenden Lininfäden durch Längsspaltung, was weiterhin eine Längsspaltung der Chromosomen nach sich zieht. Die achromatischen Fäden kontrahieren sich, dadurch werden die Chromosomenhälften zuerst in die Äquatorialebene gebracht und durch weitere Kontraktion endlich gegen die Pole gezogen. Dieser Anschauung Rabls ist jedoch, als den tatsächlichen Verhältnissen zum Teil nicht entsprechend, Flemming ([272]) entgegengetreten. Heidenhain ([273]) erklärt die Chromosomenwanderung ebenfalls durch Zugwirkung, aber auch die Wanderung der Zentralkörper. Nach ihm liegt die Mitte des Mikrozentrums, die Mitte des Kernes und die Mitte des ganzen Zelleibes auf einer Graden (Heidenhainsche oder Flemmingsche Zellachse). Durch Teilung des Mikrozentrums in zwei Zentralkörper weichen diese infolge Zugwirkung der „organischen Radien" auseinander und rücken in eine neue Gleichgewichtslage ein, die den Polen der Teilungsfigur entspricht. Dabei steht die Verbindungslinie senkrecht zur Achse der ruhenden Zelle. Für eine Zugwirkung speziell der Mantelfasern der Spindel haben sich u. a. auch van Beneden, Boveri und Flemming ausgesprochen, während den Fasern der Zentralspindel zumeist eine Stemmwirkung zugesprochen wird, welche die Zugwirkung der Mantelfasern auf die Zentralkörper paralysieren soll (Drüner [274], R. Hertwig [275], Meves [276]).

Die Anhänger der Wabentheorie dagegen negieren zum Teil die Realität der Plasmastrahlen und betrachten die ganze achromatische Kernfigur als Begleiterscheinung von Plasmaströmungen, hervorgerufen durch polar auftretende Kräfte (Bütschli [277], Giardina [278] u. a.), während andere, ebenfalls polar wirkende Kräfte annehmend, die Strahlen sich sekundär in den Plasmastrafsen entwickeln lassen bis auf die Fasern der Zentralspindel, welche infolge ihrer primären Entstehung und ihres sonstigen Verhaltens sich nicht ohne weiteres als Kraftlinien ansehen lassen.

Für die Teilung des Zellkörpers hat Bütschli ([279]) schon 1892 das Auftreten von Diffusionsströmen als Ursache namhaft gemacht, welche Ströme am Äquator der Zelle eine Zone mit gesteigerter Oberflächenspannung (in den Wabenwänden) erzeugen, als deren Folge die Durchschnürung oder Diastembildung auftritt. Die Annahme Heidenhains ([280]), dafs die Zelldurchschnürung durch Zugwirkung seiner organischen Radien zustande komme, ist von den meisten als unhaltbar verworfen worden.

Wachstum und Tod der Zelle. Das weitere Schicksal der neugebildeten Tochterzellen besteht darin, dafs sie allmählich an Volumen zunehmen. Da dieser Vorgang nur langsam erfolgt, läfst er sich nicht direkt beobachten, nur erschliefsen. Kern sowie Zelleib der neugebildeten Tochterzelle sind stets kleiner als die der Mutterzelle. Vergleiche zwischen jungen und älteren nebeneinander liegenden Zellen berechtigen ohne Zweifel zu dem Schlusse, dafs tatsächlich eine Volumszunahme bei ersteren erfolgt. Das Wachstum besteht in der Assimilation des aufgenommenen Nährmateriales und ist oft in bestimmten Richtungen am stärksten ausgesprochen, wodurch natürlich verschiedene Typen der Zellform zustande kommen.

Dafs die Zelle während ihres ganzen Lebens Stoffe aufnimmt und ausscheidet, dafs ihr Cytoplasma durch fremde Einlagerungen sein Aussehen ändern oder sich chemisch umwandeln kann, dafs endlich wichtige Bestandteile der Zelle, wie der Kern bei roten Blutkörperchen oder in Verhornung begriffenen Epidermiszellen, verloren gehen können, ist oben bereits erörtert worden. Wie alles Lebende schliefslich abstirbt und neuen Generationen Platz macht, so geht auch jede Zelle nach einer gewissen Zeit zugrunde, die allerdings innerhalb weiter Grenzen schwankt. Denn während bestimmte Zellen wie die Nervenzellen wahrscheinlich so alt werden wie das betreffende Tier selbst, ist anderen Zellen, z. B. Epithelien, weifsen Blutkörperchen, nur ein kurzes, fast ephemeres Dasein beschieden. Die Ursachen des natürlichen Zelltodes sind nur zum Teil bekannt, jedoch mag dabei ungenügende Nahrungszufuhr eine Hauptrolle spielen (Absterben der oberflächlichsten Zellen im geschichteten Epithel). Die Frage, ob eine Zelle tot oder lebend ist, läfst sich in den meisten Fällen nur schwierig beantworten; so ist z. B. die Unbeweglichkeit amoeboider Zellen, selbst wenn künstliche Reize ohne Einflufs bleiben, noch kein sicheres Zeichen des eingetretenen Todes. Nach Ranvier's Beobachtungen an weifsen Blutkörperchen (Traite technique d'histologie Paris 1887 pag. 150 und 163 ff.) sind es besonders zwei Kennzeichen, welche den Zelltod erkennen lassen: 1. eine Verringerung des Brechungsindex des Zelleibes unter gleichzeitigem stärkeren Hervortreten des Kernes, 2. die Fähigkeit sich zu färben. Die Farbstoffe dringen in die tote Zelle sofort ein und färben sie fast augenblicklich, während die lebende Zelle im allgemeinen unfärbbar ist (Näheres darüber siehe oben Seite 573).

An zugrunde gehenden Zellen findet man bisweilen eine Erscheinung, die Flemming ([281]) Chromatolyse genannt hat. Dabei geht das normale Aussehen des Kernes verloren; das Chromatin klumpt sich zusammen, die Kernmembran verschwindet, und schliefslich finden sich nur gröfsere und kleinere Chromatinbrocken in dem Reste der Zelle vor, welche ihre scharfen Konturen häufig schon bei Beginn des Prozesses einbüfst. Auch andere auffällige Veränderungen im Zelleibe, wie Verhornung, schleimige oder fettige Umwandlung sind häufige Vorboten des nahenden Zelltodes.

Literaturverzeichnis.

1. R. Hooke, Micrographia or some physiologycal descriptions of minute bodies etc. London 1665. — 2. N. Grew, The anatomy of plantes 1672. — 3. M. Malpighi, Anatomia plantarum 1675—79. — 4. A. v. Leeuwenhoek, Opera omnia 1722. — 5. R. Brown, Observations on the organs and mode fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Transactions of the Linnean Society. London 1831. — 6. J. M. Schleiden, Beiträge zur Phytogenesis. Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. 1838. — 7. Th. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839. — 8. Dutrochet, Recherches sur la structure intime des animaux et des végétaux. Paris 1824. — 9. G. Valentin, Repertorium f. Anatomie u. Physiologie. Bern 1836—39. — 10. Johannes Müller, Handbuch d. Physiologie des Menschen. 1833—40. — 11. Turpin, Organographie microscopique élémentaire et comparée des végétaux. Paris 1826. — 12. Siehe 6. — 13. Siehe 7. — 14. Siehe 6. — 15. Siehe 7. — 16. Siehe 6. — 17. Joh. Purkiňe, Jahrbücher f. wissenschaftl. Kritik. 1840. — 18. H. v. Mohl, Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. Botanische Zeitung. 1846. — 19. F. Leydig, Lehrbuch d. Histologie des Menschen u d. Tiere. Frankfurt a. M. 1857. — 20. Max Schultze, Über Muskelkörperchen u. das, was man eine Zelle zu nennen habe. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1861. — 21. Siehe 20. — 22. Siehe 20. — 23. F. Dujardin, Recherches sur les organismes inférieurs. Ann. Sc. Nat. Zool., 2e série, IV. 1835. — 24. E. Brücke, Die Elementarorganismen. Wiener Sitzungs-

berichte, Jahrg. XIX. 2. Abt. math.-nat. Cl. 1861. — 25. Siehe 24. — 26. Siehe 20. — 27. Siehe 24. — 28. Siehe 24. — 29. Stricker u. Spina, Untersuchungen über die mechanischen Leistungen der acinösen Drüsen. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. math.-nat. Cl. LXXX. 1879. — 30. W. Pflüger, Die Speicheldrüsen. Strickers Handbuch der Lehre v. d. Geweben. Leipzig 1871—72. — 31. R. Heidenhain, Mikroskopische Beiträge z. Anat. u. Physiol. d. Nieren. Arch. f. mikr. Anat. X. 1874. — 32. C. Fromann, Zur Lehre v. d. Struktur d. Zellen. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. IX. 1875. — 33. F. Heitzmann, Untersuchungen über das Protoplasma. I. Bau des Protoplasmas. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien LXVII. 1873. — 34. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern u. Zellteilung. Leipzig 1882. — 35. E. v. Beneden et Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'ascaride mégalocephale. Bulletin Ac. Roy. de Belgique. 1887. — 36. Th. Boveri, Zellenstudien. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. Jenaische Zeitschr. 1887. — 37. Siehe 24. — 38. E. Haeckel, Generelle Morphologie. Berlin 1866. — 39. Siehe 33. — 40. C. v. Kupffer, Über Differenzierungen des Protoplasmas an den Zellen tierischer Gewebe. Schriften des naturwiss. Vereins f. Schleswig-Holstein I. Heft 3. 1875. — 41. Siehe 34. — 42. Siehe 34. — 43. Ch. v. Bambeke. De l'emploi du terme Protoplasma. Bulletin de la société belge de microscopie. T. 22. 1896. — 44. Siehe 40. — 45. Siehe 34. — 46. Siehe 40. — 47. Siehe 34. — 48. E. Strafsburger, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne usw. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XXI. 1882. — 49. W. Waldeyer, Die neueren Ansichten über d. Bau u. das Wesen d. Zelle. Deutsche med. Wochenschr. 1895. — 50. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume u. das Protoplasma. Leipzig 1892. — 51. R. Altmann, Studien über die Zelle. I. Heft. Leipzig 1876. — 52. C. Naegeli, Mechanisch-physiologische Theorie d. Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884. — 53. H. de Vries, Intrazelluläre Pangenesis. Jena 1889. — 54. J. Wiesner, Die Elementarstruktur u. das Wachstum d. lebenden Substanz. Wien, A. Hölder, 1892. — 55. A. v. Koelliker, Handbuch d. Gewebelehre. I. Bd. Leipzig 1889. — 56. W. Pfeffer, Zur Kenntnis d. Plasmahaut und Vacuolen usw. Abhandl. d. math.-phys. A. d. k. sächs. Ges. d. W. XVI. 1890. — 57. F. E. Schulze, Zellmembran, Pellicula, Cuticula u. Crusta. Biol. Zentralbl. 1896. — 58. K. Brandt, Mikrochemische Untersuchungen. Verhandl. d. Berl. Physiol. Gesellschaft. 1878. — 59. A. Certes, Sur un procédé de coloration des Infusoires etc. C. R. Acad. d. sc. 1881. — 60. F. Henneguy, Coloration du protoplasma vivant. Bullet. Soc. Philomathique. 1881. — 61. Frank Schwarz, Die morphologische u. chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge z. Physiol. d. Pflanzen. V. 1887. — 62. G. Reinke u. H. Rodewald, Studien über das Protoplasma. Untersuchungen aus d. botan. Inst. d. Univ. Göttingen. Heft 2. 1881. — 63. E. Zacharias, Über Eiweifs, Nuklein u. Plastin. Botan. Zeit. 1883. — 64. Siehe 61. — 65. S. Stricker, Handbuch d. Lehre v. d. Geweben. Leipzig 1871—72. — 66. W. Pfitzner, Beobachtungen über weiteres Vorkommen d. Karyokinese. Arch. f. mikr. Anat. XX. 1881. — 67. G. Retzius, Studien über die Zellteilung. Biolog. Untersuchungen. Leipzig u. Stockholm 1887. — 68. A. Brafs, Biolog. Studien I. Die Organisation d. tierischen Zelle. Halle 1883—84. — 69. E. Strafsburger, Die Kontroversen d. indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat. XXIII. 1884. — 70. E. Heuser, Beobachtungen über Zellteilung. Botan. Zentralbl. 1884. — 71. L. Guignard, Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Annales des scienc. nat., Bot., 6 sér., XVII. 1884. — 72. Siehe 55. — 73. Siehe 34. — 74. R. Hertwig, Beiträge z. einheitl. Auffassung d. verschiedenen Kernformen. Morphol. Jahrbuch II. 1876. — 75. F. Soltwedel, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen usw. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XV. 1881. — 76. L. Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in d. Chromatophilie d. Keimsubstanz usw, Sitz. d. k. Preufs. Akad. d. Wiss. Berlin 1891. — 77. W. Pfitzner, Beiträge z. Lehre v. Bau des Zellkernes u. seinen Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anatomie XXII. 1883. — 78. E. Albrecht, Experimentelle Untersuchungen über Kernmembranen. Festschrift f. Bollinger. 1902. — 79. Siehe 78. — 80. A. Gurwitsch, Morphologie u. Biologie d. Zelle. Jena 1904. — 81. Siehe 34. — 82. Siehe 74. — 83. Siehe 61. — 84. G. Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen. Jen. Zeitschr. X. 1876. — 85. Siehe 34. — 86. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis d. Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880. — 87. Siehe 77. — 88. Siehe 61. — 89. Siehe 34. — 90. L. Auerbach, Organologische Studien. Breslau 1874. — 91. Siehe 90. — 92. O. Schrön, Über das Korn im Keimfleck u. in dem Kernkörperchen der Ganglienzellen bei Säugetieren. Moleschotts Untersuch. z. Naturl. IX. 1863. — 93. Siehe 90. — 94. Siehe 55. — 95. Siehe 90. — 96. Siehe 34. — 97. C. Fromann, Beobachtungen über Struktur u. Bewegungserscheinungen der Pflanzenzellen. Jena 1880. (In: Sammlung physiol. Abhandl., herausgeg. von W. Preyer.) — 98. E. Zacharias, Über den Nucleolus. Botan. Zeit. 1885. — 99. Siehe 98. — 100. Siehe 34. — 101. Siehe 77. — 102. R. Hertwig, Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium. Abhandl. d.

Bayer. Akad. München 1898. — 103. V. Haecker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat. XLI u. XLII. 1893. — 104. Siehe 77. — 105. Siehe 61. — 106. Siehe 34. — 107 M. Heidenhain, Über Kern u. Protoplasma. Festschrift f. Koelliker. 1892. — 108 u. 109. Siehe 34. — 110. Siehe 50. — 111. R. Lauterborn, Protozoenstudien I u. II. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1895 u. a. — 112. J. Schaudinn, Sitzungsb. d. Preufs. Akad. 1894 u. 1896. — 113. Siehe 50. — 114. Fr. Reinke, Über einige Versuche mit Lysol an frischen Geweben zur Darstellung histolog. Feinheiten. Anat. Anzeiger. 1893. — 115 u. 116. Siehe 51. — 117. R. Altmann, Die Elementarorganismen, II. Aufl. Leipzig 1894. — 118. C. Rabl, Über Zellteilung. Morphol. Jahrbuch, X. 1884. — 119. Miescher, Nuclein. (In: Med.-chem. Untersuchungen v. Hoppe-Seyler. H. 4. 1871.) — 120. E. Zacharias, Über die chem. Beschaffenheit d. Zellkernes. Botan. Zeit. 1881. — 121. Mathews, A Contributions to the Chemistry of Cytological Staining. Am. Journ. Phys. 1898. — 122. E. Zacharias, Über Eiweifs, Nuclein u Plastin. Bot. Zeit. 1883. — 123. Siehe 61. — 124. Halliburton, The chemical Physiologie of the Cell. Brit. med. Journ. 1893. — 125. Chittenden, Neuere physiol.-chem. Untersuchungen über die Zelle. Biolog. Zentralbl. 1894. — 126. Siehe 35. — 127. Siehe 36. — 128. W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden Sitzungsber d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. III. 1875. — 129. E. van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bruxelles 1876. — 130. Derselbe, Nouvelles recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire Arch. de Biolog. IV. 1883. — 131. Siehe 35. — 132. Siehe 36. — 133. Siehe 40. — 134. K. W. Zimmermann, Beiträge zur Kentnis einiger Drüsen u. Epithelien. Arch f. mikr. Anat. 1898. — 135. M. Heidenhain, Über die Zentralkörpergruppen in den Lymphocyten der Säugetiere während der Zellruhe und Zellteilung. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Göttingen. 1892. — 136. W. Flemming. (In: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch, 1898.) — 137. St. Apathy. (In: Mitteil. aus d. zoolog. Station in Neapel. 12. Bd. S. 495.) — 138. M. v. Lenhossek, Über Flimmerzellen. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. 1898. — 139 J. Loeb, On the nature of the princip of fertilisation and the artificial productions of normal plutei etc. Amer. Journ. of Physiol. 1899. — 140. E. Wilson, Studies in Experimental Morphologie. Archiv für Entwicklungsmechanik. 1901. — 141. A. Brauer, Zur Kenntnis der Herkunft des Centrosomas. Biol. Zentralbl. 1893. — 142. J. Rückert, Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte. 1894. — 143. Schewiakoff, Über die karyokinetische Kernteilung d. Euglypha alveolata. Morphol. Jahrbuch. 1888. — 144. F. Meves, Histogenese der Samenfäden von Salamandra. Arch. f. mikr. Anat. 1897. — 145. H. v. Winiwater jun., Recherches sur l'Ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammiferès (Lapin et homme). Arch. de Biol. T. 17. 1900. — 146. A. Gurwitsch, Idiozom im Ovarialei der Säuger. Arch. f. mikr. Anat 1901. — 147. M. Nufsbaum, Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882. — 148. F. Henneguy, Leçons sur la Cellule. Paris 1896. — 149. J. Gaule, Über Würmchen, welche aus den Froschblutkörperchen auswandern. Arch. f. Physiol. 1880. — 150. Danilewsky, Recherches sur la parasitologie du sang. Arch. slaves de biologie. 1886—87. — 151. B. Corti, Osservazioni microsc. sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta aequaiola 1774. — 152. S. Exner. zitiert bei Brücke, Vorlesungen über Physiologie. Wien 1874. — 153. G. Quinke, Über die Bewegung u. Anordnung kleiner Teilchen, welche in Flüssigkeiten schweben. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. 1898. — 154. Siehe 8. — 155. Waller, The philosoph. magazin and journal of science. Bd. 29. 1846. — 156. Recklinghausen, Virchows Archiv, Bd. 28 1863. — 157. E Metschnikoff, Über die Beziehungen der Phagocyten zu Milzbrandbazillen. Archiv f. Pathol., Anat. u. Physiol. 1884. — 158. Siehe 80. — 159. G. Quinke, Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. vom 12. Juli 1888. — 160. Derselbe, Über Protoplasmabewegung u. verwandte Erscheinungen. Tag. d. 62. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1889. — 161. Siehe 50 und Bütschli, Meine Ansicht über die Struktur des Plasmas und einige ihrer Gegner. Archiv f. Entwicklungsmechanik. 1901. — 162. Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892. — 163. Rhumbler, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmechanik 1898—99. — 164. Jensen, Untersuchungen über Protoplasmamechanik. Arch. f. d. ges. Phys. 1901. — 165. Siehe 80. — 166. Siehe 55. — 167. M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über Zentralkörper usw. Archiv. f. mikr. Anatomie. Bd. XLIII. 1894. — 168 Siehe 80. — 169. Siehe 138. — 170. Fuchs, Über das Epithel im Nebenhoden der Maus. Anatom Hefte. 1902. — 171. W. Engelmann, Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Pflügers Archiv XXIII. 1880. — 172. Derselbe. (In: Hermanns Handbuch der Physiol. Bd. I. 1879. — 173. Golubew, Wiener Sitzungsber. 1868. — 174. W. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. 1864. — 175. S. Stricker, Wiener Sitzungsbericht. 1866. — 176. E. Brücke, Wiener Sitzungsbericht. 1862. — 177. Siehe 174. — 178. Siehe 65. — 179. Siehe 172. —

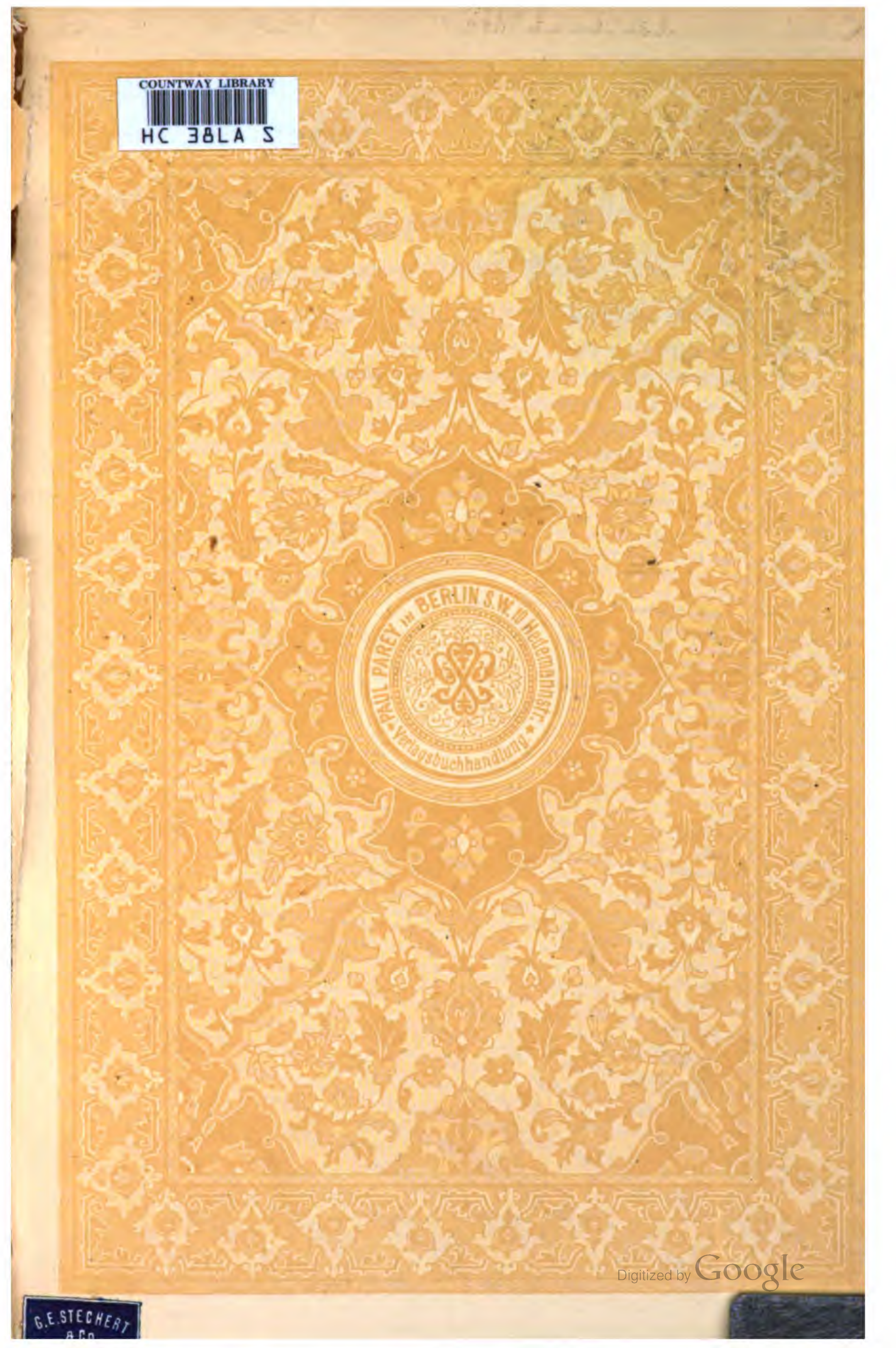
180. Binz, Archiv f. mikr. Anatomie. 1867. — 181. Siehe 174. — 182. Max Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle. Leipzig 1863. — 183. W. Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus d. bot. Institute Tübingen. 1885. — 184. B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888. I. Lieferung, S. 111. — 185. C. Rabl, Über Zellteilung. Anat. Anzeiger. 1889. — 186. Siehe 185. — 187. E. Overton, Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle. Vierteljahrsschrift der Naturforscher-Ges. Zürich 1895. — 188. Br. Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluſs des Kernes auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. 1889. — 189. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflügers Archiv. 1891. — 190. R. S. Lillie, On the oxydative properties of the cell-nucleus. Americ. Journ. Physiol. Bd. 7. 1902. — 191. B. Solger, Glandula submaxillaris. Festschrift für Gegenbauer. — 192. C Golgi, Sur la structure des cellules nerveuses. Arch. ital. de Biol. 1898. — 193. E. Ballowitz, Über das Epithel der Membr. elast. posterior des Auges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900. — 194. E. Holmgren, Bau der Nervenzellen. Anatom. Hefte. 1899. — 195. F. K. Studnicka, Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen usw. Anat. Anzeiger. 1899. — 196. a) E. Holmgren, Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anzeiger. 1900; b) Derselbe. Studien in d. ferneren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. 1900; c) Derselbe, Beiträge zur Morphologie der Zelle. Anat. Hefte. 1901. — 197. Siehe 196. c). — 198. G. Retzius, Über Kanälchenbildung in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Anat. Anzeiger. 1901. — 199. E. Holmgren, Referat in Merkel-Bonnets Ergebnissen. 1902. — 200. G. Fritsch, Über einige bemerkenswerte Elemente des Zentralnervensystems von Lophius piscat. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886. — 201. F. K. Studnicka, Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. III. Sitzungsber. d. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. Prag 1903. — 202. Siehe 6. — 203. Siehe 7. — 204. R. Remak, Über extrazellulare Entstehung tierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. Arch. f. Anat. u. Phys. 1852. — 205. R. Virchow, Die Zellularpathologie in ihrer Begründung auf physiol. u. pathol. Gewebelehre. 1859. — 206. Siehe 205. — 207. W. Flemming, Über Epithelregeneration u. sog. freie Kernbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880. — 208. A. Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. d. oberhessischen Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. 1873. — 209. Siehe 129. — 210. Siehe 34. — 211. J. B. Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule 1885. — 212. W. Flemming, Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891. — 213. Siehe 107. — 214. Fr. Mewes, Über amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders u. das Verhalten der Attraktionssphären bei derselben. Anat. Anzeiger. 1891. — 215. R. Klemenciewicz, Über Mitose und Amitose. Zieglers Beiträge. 1903. — 216. A. Nemilov, Zur Frage der amitotischen Teilung der Zellen. Travaux Soc. Imp. Natur. St. Petersb. T. 32. 1903. — 217. S. 212. — 218. H. Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biolog. Zentralblatt. 1891. — 219. O. vom Rath, Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zoolog. Anzeig. 1891. — 220. W. Pfeffer, Über die Erzeugung u. physiol. Bedeutung der Amitose. Ber. d. kgl. sächs. Gesellsch. 1899. — 221. Al. Nathanson, Physiol. Untersuchungen über amitot. Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900. — 222. Siehe 80. — 223. Gerassimoff, Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. Moskau 1892. — 224. Siehe 34. — 225. E. v. Beneden, La maturation de l'œuf etc. Bull. Acad. Royale de Belg. 1876. — 226. W. Schleicher, Über den Teilungsprozeſs der Knorpelzellen. Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1878. — 227. Siehe 211. — 228. W. Waldeyer, Über Karyokinese u. ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888. — 229. W. Flemming, Zur Kenntnis der Zelle u ihrer Teilungserscheinungen. Schriften d. naturw. Vereins in Kiel. 1878. — 230. W. Roux, Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883. — 231. Siehe 34. — 232. Siehe 34. — 233. Siehe 68. — 234. E. Straſsburger, Zu dem jetz. Stande d. Kern- u. Zellteilungsfragen. Anat Anz. 8. 1893. — 235. H. Fol, Sur les phenomènes intimes de la division cellulaire. C. R. Ac. de scienc. LXXXIII. 1876. — 236. F. Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. XXXVII. 1891. — 237. Siehe 34. — 238. Th. Boveri, Zellstudien III. Jenaische Zeitschr. 1890. — 239. Siehe 118. — 240. Siehe 229. — 241. E. Klein, Observations on the glandular epithelium and division of nuclei. Quart. Journ. of micr. sciene XIX. 1879. — 242. Siehe 34. — 243. Siehe 229. — 244. Siehe 241. — 245. F. Hermann. (In: Münchn. med. Wochenschrift.) 1890. — 246. Siehe 34. — 247. M. Heidenhain, Über Bau u. Funktion der Riesenzellen (Megakaryocyten) im Knochenmark. Würzburger Verhandl. 1894. — 248. Siehe 212. — 249. F. Mewes, Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne. Inaug.-Dissert. Kiel 1893. — 250. Siehe 193. — 251. J. Arnold, Beobacht. über Kerne u. Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarks. Virchows Arch. LXXXIII. 1883. — 252. v. Erlanger, Beiträge z. Kenntnis d. Struktur d. Protoplasmas usw. Arch. f. mikr. Anat.

Bd. 49. 1897. — 253. Carnoy et Lebrun, Fécondation chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule 1897. — 254. Th. Boveri, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verh. d. med.-phys. Gesellsch. Würzburg. 1895. — 255. V. Haecker, Die Eibildung bei Cyclops u. Canthocampus. Zool. Jahrb. 1892. — 256. K. W. Zimmermann, Studien über Pigmentzellen. Arch. f. mikr. Anat. XLI. 1893. — 257. Lustig u. Galeotti, Cytologische Studien über pathol. menschl. Gewebe. Beiträge zur pathol. Anat. XIV. 1893. — 258. R. Hoffmann, Über Zellplatten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1898. — 259. J. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule 1885. — 260. Siehe 259. — 261. Siehe 258. — 262. Siehe 212. — 263. Prenant, Observations cytologiques sur les éléments seminaux de la Scolopendre et de la Lithobie. La Cellule 1887. — 264. K. W. Zimmermann, Über den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese v. Helix pomatia. Verh. d. anat. Gesellsch. 1891. — 265. G. Platner, Über die Entstehung des Nebenkerns u. seine Beziehung zur Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886. — 266. F. Henneguy, Divisions des cellules embryonaires chez les Vertébrés. C. R. de l'Ac. d. sc 1882. — 267. W. His, Studien am Salmonidenkeim. Abh. d sächs. Gesellsch. 1898. — 268. W. Flemming, Neue Beiträge z. Kenntnis d. Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887. — 269. Siehe 141. — 270. Spencer, Die Prinzipien der Biologie. Deutsche Übersetzung v. Velter. 1876. — 271. Siehe 185. — 272. W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis d. Zelle II. Arch f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891. — 273. M. Heidenhain, Ein neues Modell zum Spannungsgesetz. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1896. — 274. L. Drüner, Studien über den Mechanismus d. Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1894. — 275. R. Hertwig, Über Centrosoma u. Zentralspindel. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1895. — 276. Fr. Meves, Über den Vorgang der Zelleinschnürung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. 1896. — 277. Siehe 50. — 278. Andr. Giardina, Note sul meccanismo della fecondatione e della divisione cellulare etc. Anat. Anzeiger. 1902. — 279. Siehe 50. — 280. Siehe 273. — 281. W. Flemming, Über die Bildung von Richtungskörperchen in Säugetiereiern beim Untergang Graafscher Follikel. Arch. f. Anat. u. Entwickl. 1885.

Für die schier unerschöpfliche Literatur der Zelle seien schliefslich noch die ausführlicheren Bibliographien der hier unter 34., 55., 80. und 148. angeführten trefflichen Spezialwerke, sowie die kritischen Referate von W. Flemming und Fr. Meves in Merkel-Bonnets Ergebnissen namhaft gemacht, die auch für das vorliegende Verzeichnis dankbar mitbenutzt wurden.

Altenburg
Piererche Hofbuchdruckerei
Stephan Geibel & Co.




PAUL PAREY in BERLIN S.W. 10 Hedemannstr.
Verlagsbuchhandlung

